Institut für Physiologie der Freien Universität Berlin
Arnimallee 22, 1000 Berlin 33
Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. H.-P. Koepchen

DIE TRAININGSERHOLUNGSPHASE: EXPERIMENTELLE BEFUNDE UND THEORETISCHE ASPEKTE UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES SALZ-WASSER-HAUSHALTES

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Hartmut von Ameln
aus Berlin

1978

Institut für Physiologie der Freien Universität Berlin
Arnimallee 22, 1000 Berlin 33

Geschäftsführender Direktor: Prof. Dr. H.-P. Koepchen

DIE TRAININGSERHOLUNGSPHASE: EXPERIMENTELLE BEFUNDE UND THEORETISCHE ASPEKTE UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES SALZ-WASSER-HAUSHALTES

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von Hartmut von Ameln aus Berlin

Referent: Prof.Dr. Karl Kirsch
Institut für Physiologie
der Freien Universität Berlin
1000 Berlin 33, Arnimallee 22

Korreferent: Prof.Dr. Hans Stoboy
Orthopädische Universitätsklinik
Oskar-Helene-Heim
1000 Berlin 33, Clayallee 229

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche
der Freien Universität Berlin

Promoviert am 10. Januar 1978

INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG 1

METHODIK 9

1. Versuchstiere 9

a) Auswahl 9
b) Haltung und Ernährung 9

2. Versuchsvorbereitung 9

a) Splenektomie 9
b) Training 10

3. Versuchsablauf 10

a) Kontrollversuche 10
b) Arbeitsversuche 11

4. Methoden 11

a) Bestimmung des Körpergewichtes 11
b) Elektrolyte und Glukose im Serum 12
c) Plasmavolumen 12
d) EZV 13
e) ISFV 14
f) Statistik 14
g) Abkürzungen 14

ERGEBNISSE 15

1. Kompartimente 15

2. Elektrolyte und Glukose 17

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE 26

1. Der intravasale Raum nach körperlicher Arbeit 26

2. Der extrazelluläre und interstitielle Raum nach körperlicher Arbeit 33

3. Die blutchemischen Parameter während und nach körperlicher Arbeit 42

a) Natrium und Chlorid 42

b) Kalium und Glukose 44

DISKUSSION 48

ZUSAMMENFASSUNG 62

LITERATURVERZEICHNIS 64

EINLEITUNG

Beim Übergang von Ruhe in körperliche Leistung vollziehen sich im Organismus zahlreiche Veränderungen, hauptsächlich mit dem Ziel, Energie bereitzustellen und dem gestiegenen O_2-Bedarf zu genügen.

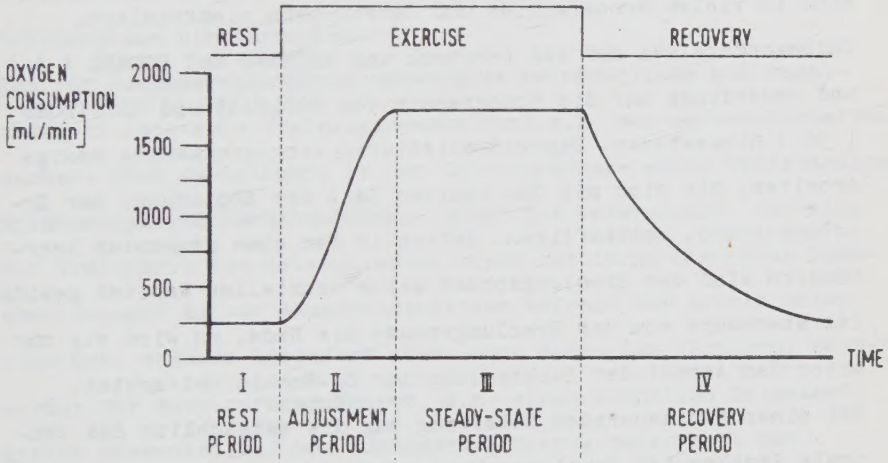

Abb. 1

Schematische Darstellung des O_2-Verbrauches vor, während und nach Körperarbeit.

Nach A.V.HILL (35), von dem die erste Abbildung stammt, läßt sich der Ablauf einer Arbeitsphase folgendermaßen gliedern : Aufgetragen ist der O_2-Verbrauch in Abhängigkeit von der Zeit,

links mit dem Ruhesauerstoffverbrauch beginnend, über die Arbeitsphase mit dem erhöhten O_2-Bedarf, bis hin zur Erholungsphase nach Beendigung der Belastung. Dieses Modell ist in seiner allgemeinen Form für kurzfristige Arbeitsbelastungen aber auch für langdauernde Leistungen gültig.

Zahlreiche Arbeiten haben sich in der Vergangenheit mit den vielfältigen Veränderungen in der Arbeitsphase befaßt. Die Ergebnisse sind in vielen Monographien und Lehrbüchern niedergelegt. Insbesondere sei auf das Lehrbuch von ASTRAND und RODAHL (5) und neuerdings auf die Monographie von HOLLMANN und HETTINGER (36) hingewiesen. Dagegen existieren vergleichsweise wenige Arbeiten, die sich mit dem zweiten Teil der Abbildung, der Erholungsphase, beschäftigen. Selbst in den oben genannten Lehrbüchern sind der Erholungsphase keine speziellen Kapitel gewidmet. Ist überhaupt von der Erholungsphase die Rede, so wird sie nur unter dem Aspekt der Rückzahlung der O_2-Schuld betrachtet. Bei einer kurzdauernden Belastung mag die tatsächlich das zentrale Problem der Erholungsphase sein.

Vollständig anders ist die Situation jedoch bei einer Ausdauerleistung. Da nur etwa 20 - 25% der verbrauchten Energie in mechanische Arbeit umgesetzt werden, und der Rest als Wärmeenergie abgeführt werden muß, treten während der Leistung aus thermoregulatorischen Gründen erhebliche Flüssigkeitsverluste auf, die bis zu 5% des Körpergewichtes betragen können.
Deshalb stellen in der Erholungsphase nach einer Ausdauerleistung die Thermoregulation und besonders der Wasserhaushalt ein zumindest ebensogroßes Problem dar, wie die O_2-Schuld. Der große Verlust energiereicher Substanzen wirft zusätzliche Fragen auf, sowohl

während der Leistung als auch in der Erholungsphase.
Die Dehydratation ihrerseits kann zur Leistungseinschränkung führen. Verluste von nur 1 - 2% des Körpergewichtes begrenzen bereits die Ausdauerleistungsfähigkeit (1,58,72,86).

Aber nicht nur die im unmittelbaren zeitlichen Zusammenhang mit der Leistung zu beobachtenden Veränderungen der physiologischen Parameter sind für die Ausdauerleistungsfähigkeit von Bedeutung, sondern auch die physiologischen Vorgänge, die weit in die Erholungsphase hineinreichen.
Das für Ausdauersportarten notwendige beträchtliche und regelmäßig zu leistende Trainingspensum kann z.B. nur aufrechterhalten werden, wenn es gelingt, in der Erholungsphase einen vollständigen Bilanzausgleich herbeizuführen. Dabei ist interessant, daß sich der Trainierte vom Untrainierten nicht nur durch die hohen Normabweichungen seiner Anpassungssysteme während der Arbeit unterscheidet, sondern besonders stark auch durch das Vermögen, schnell wieder zur Norm zurückzukehren, d.h. einen schnellen Bilanzausgleich herzustellen: Der Ausdauertrainierte beherrscht das Wechselspiel zwischen Arbeit und Erholung. Überspitzt könnte man formulieren, daß derjenige im Wettbewerb die besten Chancen hat, der am besten erholt an den Start geht.

Da nur wenige Untersuchungen vorgenommen wurden, die weit in die Erholungsphase hineinreichen, überrascht es nicht, daß in der Literatur keine zusammenfassenden Darstellungen der Trainingserholungsphase vorhanden sind.

Welche Voraussetzungen sind nun für einen schnellen Bilanzausgleich zu fordern?

1. Die Informationen über Defizite müssen von Rezeptoren registriert und an das ZNS weitergeleitet werden.
   Dabei sollten Hunger und Durst als Korrelate eines Nahrungs- und Flüssigkeitsdefizits in der Lage sein, die Aufnahme von Nahrung und Flüssigkeit entsprechend den Verlusten zu steuern.
2. Das Transportsystem Kreislauf sollte eine ausreichende Kapazität besitzen, um die über den Gastrointestinal-Trakt angebotenen Stoffe in die Zellen zu transportieren.
3. Die Bedingungen auf zellulärer bzw. molekularer Ebene für einen Einbau von Wasser und energieliefernden Substanzen in die Zelle müssen gegeben sein.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich vorwiegend mit der Problematik des zweiten Punktes, auf die im folgenden näher eingegangen werden soll.

Die Aufgaben des Kreislaufs in der Erholungsphase sind vielfältig: Seine Transportfunktion wird in der FRÜHEN ERHOLUNGSPHASE zur Rückzahlung der O_2-Schuld benötigt. Da zu diesem Zeitpunkt die Kerntemperatur um 2 - 3 °C erhöht ist, muß der Kreislauf gleichzeitig thermoregulatorischen Bedürfnissen genügen. Befunde über eine lange nach Körperarbeit andauernde verstärkte Hautdurchblutung (32) mit dem Ziel konvektiver Wärmeabgabe unterstreichen das. Weiterhin müssen in der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE energieliefernde Substanzen vom Gastrointestinal-Trakt in die Zellen befördert werden.
Diese Aufgaben müssen z.T. nebeneinander erfüllt werden, soll ein vollständiger und schneller Bilanzausgleich erfolgen.

Daraus ergibt sich die Forderung nach einer langfristigen HZV-Stei-

gerung nach einer Ausdauerleistung. Tatsächlich berichten verschiedene Autoren über eine solche Erhöhung (48,87,90).
Da ein erhöhtes HZV ein adäquates Füllungsvolumen des Kreislaufs voraussetzt, muß letzterem Parameter in der Erholungsphase besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden.
Es müssen deshalb an dieser Stelle die Voraussetzungen für ein adäquates Füllungsvolumen überprüft werden.

Neben den schon oben erwähnten Flüssigkeitsverlusten während Körperarbeit, gibt es weitere gewichtige Gründe, die für eine verminderte Füllung des intravasalen Raumes sprechen könnten. So könnte die Blutdruckerhöhung, der Abfall des TPR zusammen mit einem erhöhten Venentonus (12,32) via Erhöhung des Kapillardrucks und Vergrößerung der kapillaren Austauschfläche zu einer verstärkten Auswärtsfiltration ins Gewebe führen (12,42,45,53, 103).
Da diese Veränderungen zumindest in der FRÜHEN ERHOLUNGSPHASE noch anzutreffen sind (45,103), wäre ein vermindertes PV wahrscheinlich. Auch kann die Anhäufung von osmotisch wirksamen Substanzen, insbesondere Lactat (46), im Gewebe eine Verlagerung von Flüssigkeit aus dem intravasalen in den extravasalen Raum bewirken (9,63,64). Ebenfalls auf Grund osmotischer Gradienten könnte die Aufnahme großer Nahrungsmengen, stimuliert durch ein entsprechendes Hungergefühl, zu einer Verschiebung von Flüssigkeit aus dem intravasalen Raum in den Darm führen. Dies wäre in der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE zutreffend. Der von KIRSCH et al. nach Ausdauerarbeit gefundene langanhaltend verminderte ZVD (48,49, 50,51) könnte auf den ersten Blick als ein zusätzliches Argument für ein vermindertes Füllungsvolumen angesehen werden.

Wäre die intravasale Füllung aber tatsächlich stark beeinträchtigt, dann wäre ein langfristig erhöhtes HZV kaum vorstellbar.

Aus den oben erwähnten zahlreichen Transportaufgaben des Kreislaufs in der Erholungsphase, ergibt sich die Forderung nach einem gegenüber Kontrollbedingungen unvermindertem Füllungsvolumen.
Aus der Literatur sind Ergebnisse zu entnehmen, die diese Forderung stützen. In der Tat haben zahlreiche Autoren, selbst nach langdauernder Körperarbeit einhergehend mit starken Flüssigkeitsverlusten, ein unverändertes PV gemessen.
ASTRAND und SALTIN beschrieben ein unverändert hohes PV nach einem 80 km-Skilanglauf (6). Ähnliches wurde nach Beendigung eines Marathonlaufes beschrieben (76).
Offensichtlich sind also nach ausgesprochenen Ausdauerleistungen Mechanismen vorhanden, die trotz Dehydratation, die unvermeidbar ist, eine adäquate Füllung des intravasalen Raumes garantieren.
Hier ist z.B. die Hypothese von SENAY zu erwähnen, wonach es im Anschluß an langdauernde Körperarbeit über den Lymphstrom zu einer Proteinverschiebung aus dem interstitiellen in den intravasalen Raum kommen soll (91,92). RÖCKER hat dies in einer neueren Arbeit bestätigt (81). LUNDVALL hat vermutet, daß eine arterielle Osmolalitätserhöhung zu einer Wasserverlagerung aus inaktivem Gewebe in den intravasalen Raum führt (64).
Der erniedrigte ZVD wäre dann nicht der Abnahme des Füllungsvolumens zuzuschreiben, sondern eher einer Volumenverlagerung von intra- zu extrathorakalen Gefäßabschnitten, z.B. mit dem Ziel konvektiver Wärmeabgabe (48,84).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es nun, mittels der Bestimmung

des PV, die Frage nach der Größe des Füllungsvolumens des Kreislaufs in der Erholungsphase zu beantworten.

Da dem interstitiellen Raum, als Mittler zwischen Blut und Zelle, beim Aufbau von energieliefernden Substanzen in der Erholungsphase ebenfalls eine wichtige Rolle zukommt, wurde gleichzeitig auch eine Bestimmung des EZV vorgenommen. Daraus läßt sich durch Abzug des PV das ISFV berechnen. Darüber hinaus sollte die EZV-Bestimmung Aufschluß darüber geben, wie sich der Flüssigkeitsverlust auf die Kompartimente verteilt.
Hierüber liegt unseres Wissens in der Literatur nur eine Arbeit vor, von KOZLOWSKI und SALTIN aus dem Jahre 1964 (57). Die Autoren hatten damals 90 Minuten nach einer 3 Stunden dauernden Arbeit, die bei einer Umgebungstemperatur von 18 °C verrichtet wurde, das Gesamtkörperwasser mittels Tritium, das EZV mittels Thiosulfat sowie das PV mittels Evans-Blue bestimmt. Der überraschende Befund dieser Untersuchung war, daß von einem Gesamtflüssigkeitsverlust von 3,2 l zu ca. 96% das IZV und nur zu ca. 4% das EZV betroffen waren. Auch das PV hatte nur geringfügig abgenommen. Allerdings sind hierbei methodische Einwände geltend zu machen. Sowohl die Diskrepanz zwischen dem Thiosulfat-Verteilungsraum und dem wahren EZV, sowie die zur Aufrechterhaltung konstanter Thiosulfat-Spiegel notwendige Infusion, könnte zu einer Unterschätzung der extrazellulären Flüssigkeitsverluste geführt haben. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb die Bestimmung des EZV mit $Na_2S^{35}O_4$ vorgenommen. Zur Zuverlässigkeit dieser, sowie zur Kritik der oben erwähnten Methoden, s. LIBERTUS (62).

Wegen der engen funktionellen Verknüpfung von Salz- und Wasser-

haushalt wurden zusätzlich die wichtigsten extrazellulären Elektrolyte sowie die Glukose bestimmt. Hierbei galt das besondere Interesse der Frage, ob Veränderungen der Na-Konzentration Veränderungen des EZV widerspiegeln.

Man muß sich bei den Messungen jedoch vor Augen halten, daß es sich bei den Ergebnissen nur um Momentaufnahmen eines Zustandes handelt, der die Nettoeffekte zahlreicher, sich z.T. überlagernder Mechanismen wiedergibt.

In den oberen Abschnitten wurde mehr oder weniger deutlich immer von einer FRÜHEN und SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE gesprochen.
Dies scheint bei genauer Betrachtungsweise gerechtfertigt und soll im späteren Teil der Arbeit begründet werden. Bei der Bearbeitung all dieser Fragestellungen erscheint uns eine differenzierte Betrachtungsweise der Phase gerechtfertigt, die in Abb. 1 pauschal als " RECOVERY PERIOD " bezeichnet wird.
Daraus lassen sich für die sportmedizinische Praxis wertvolle Schlüsse ziehen. Dem Sportler sowie dem Patienten, der sich in der Rehabilitation nach einer Kreislauferkrankung befindet, können Maßregeln zur erfolgreichen Gestaltung der Erholungsphase erteilt werden, damit er mit ausgeglichener Bilanz in die nächste Leistungsphase eintreten kann.

METHODIK

1. Versuchstiere

a) Auswahl

Für die Versuche wurden 7 erwachsene weibliche Hunde von mittlerer Größe mit einem Gewicht zwischen 12,7 und 20 kg ausgewählt. Als Eignungskriterien galten, neben friedlichem Verhalten, die Trainierbarkeit auf einem motorgetriebenen Laufband (s. 2b), sowie die Fähigkeit über mehrere Stunden ruhig auf einem Tisch zu liegen, was auch unter experimentellen Bedingungen von den Hunden verlangt wurde.

b) Haltung und Ernährung

Die Tiere wurden in Einzelkäfigen mit freiem Zugang zu Wasser gehalten.6 - 8 Stunden am Tag verbrachten sie zusammen in einem größeren Auslauf.

Das Futter bestand aus einer veterinärmedizinisch empfohlenen Mischung aus Reis, Haferflocken und Pansen, die noch durch eine dreimal wöchentliche Frischfleischgabe ergänzt wurde.

Wiederholt wurden auch Stuhluntersuchungen auf Wurmbefall durchgeführt. Durch diese Maßnahmen befanden sich die Tiere in einem optimalen Allgemein- und Gesundheitszustand.

2. Versuchsvorbereitung

a) Splenektomie

Nach einer Prämedikation mit Combelen ^{R} (0,6 mg/kg Körpergewicht) wurde die Narkose mit einer Nembutal-Injektion von 30 mg/kg Körpergewicht eingeleitet und mit kleinen i.v. -Injektionen, die über einen Venenkatheter gegeben wurden, aufrechterhalten.

Durch einen 5 cm langen Schnitt am unteren linken Rippenbogen wurde das Abdomen eröffnet und die Milz herausgenommen, um die Hilusgefäße abzubinden. Danach wurde die Milz von den Hilusgefäßen abgetrennt.
Die Funktion der Milz als Volumenspeicher beim Hund (7) und die daher mögliche Beeinflussung der Kompartiment-Messungen waren Veranlassung für die Splenektomie.

b) Training

Nach Abschluß der Wundheilung, die 2 - 3 Wochen in Anspruch nahm, wurden die Tiere einem Lauftraining unterzogen.
Ziel des Trainings war es, einen Gewichtsverlust von mindestens 3% des Körpergewichtes herbeizuführen. Zu diesem Zweck liefen die Hunde auf einem waagerecht stehenden, motorgetriebenen Laufband in einem halbstündigen Rhythmus, der lediglich durch ca. 5 minütige Pausen unterbrochen wurde. In diesen Pausen wurde das Körpergewicht kontrolliert. Dies geschah 2 - 3 mal pro Woche und entsprach dem Vorgehen während der Arbeitsversuche. Vor jedem Versuch lagen 3 trainingsfreie Tage.

3. Versuchsablauf

a) Kontrollversuche

Nach dem Wiegen wurden die Tiere in den Versuchsraum gebracht und die Blase mittels eines Ballonkatheters (Durchmesser 12 - 16 Charrière-Einheiten) der Fa. Rüsch katheterisiert. Das nahm ca. 20 Minuten in Anspruch.
Nach Punktion einer Extremitätenvene wurden die Blutproben zur Bestimmung der Nullwerte entnommen und das radioaktive Material (s. 4c und 4d) zur Bestimmung des PV und EZV injiziert.

In der Regel wurden bei den Hunden je 2 Kontrollversuche im Abstand von 10 - 14 Tagen vorgenommen.

b) Arbeitsversuche

Weitere 14 Tage nach dem letzten Kontrollversuch wurden die Arbeitsversuche durchgeführt und zwar in zwei verschiedenen Serien. In der ersten Serie wurden das PV und das EZV bestimmt, in der zweiten die Elektrolyt- und Glukosekonzentrationen. Diese Trennung erschien notwendig, um einen zu großen Volumenverlust durch die entnommenen Blutproben zu vermeiden.
Das Vorgehen entsprach dabei dem Vorgehen während des Trainings. Um die gewünschte Körpergewichtsabnahme um mindestens 3% zu erzielen, liefen die Hunde 90 - 120 Minuten bei einer Laufbandgeschwindigkeit von 9 - 16 km/h und legten dabei 12 - 39 km zurück. Die Umgebungstemperatur während des Laufes lag bei 16 °C. Nach Beendigung des Laufes wurden die Tiere gewogen und in den Versuchsraum gebracht. Es folgten dann das Legen des Blasenkatheters und das Punktieren der Extremitätenvene, wie oben beschrieben. Dies nahm 30 - 40 Minuten in Anspruch.
In der Serie, in der die Elektrolyt- und Glukosekonzentrationen bestimmt wurden, erfolgten sowohl während der Arbeit als auch 15, 90 und 180 Minuten nach Laufende Blutentnahmen.

4. Methoden

a) Bestimmung des Körpergewichtes

Das Körpergewicht wurde mit einer Waage festgestellt, deren Ablesegenauigkeit ± 25 g betrug. Bezogen auf das Gewicht der Hunde lag die prozentuale Ablesegenauigkeit zwischen ± 0,13 und ± 0,20%.

b) Elektrolyte und Glukose im Serum

Alle blutchemischen Parameter wurden im Institut für Sozialmedizin und Epidemiologie des Bundesgesundheitsamtes Berlin (Bereich Klinische Chemie,Abt. Prof.Dr.Hoffmeister[+]) in einem Autoanalyzer durchgeführt.

Natrium und Kalium im Serum wurden in einem 2-Kanal-Flammenphotometer simultan bestimmt.

Chlorid und Glukose wurden nach den gängigen Methoden bestimmt, wie sie in der Literatur angegeben sind (13,95).

c) Plasmavolumen

Die Tiere wurden seitlich auf einen Tisch gelegt, um orthostatisch bedingte PV-Veränderungen auszuschließen. Danach wurde eine Extremitätenvene punktiert, 5 ml Blut zur Bestimmung der Hintergrundaktivität entnommen und 1,5 µCi Jod^{125}- markiertes Humanalbumin (RISHA, Fa. Buchler, Braunschweig) in 3 ml physiologischer Kochsalzlösung injiziert.

Die Injektionsspritze hatte eine durch Gewichtskontrollen ermittelte reproduzierbare Genauigkeit von 1%.

Nach 10 Minuten wurde wiederum eine Blutprobe entnommen.

Dieser Meßvorgang wurde bei den Kontroll- wie bei den Arbeitsversuchen eingehalten.

Die Blutproben wurden bei 5000 U/min zentrifugiert und 1 ml Plasma in ein Röhrchen verbracht. Es wurden jeweils Doppelbestimmungen vorgenommen.

Die Zählung der Zerfallsraten des Jod^{125}-Humanalbumin erfolgte in einem Bohrloch-Szintillationszähler der Fa. Baird-Atomic.

+ Herrn Prof.Dr.Hoffmeister sei an dieser Stelle für die Unterstützung gedankt.

Der statistische Zählfehler lag bei den gewählten Impulsraten unterhalb 1%.

Der 10-Minuten-Verteilungsraum des Albumins wurde als PV angenommen.

Die Berechnung erfolgte dann nach der Formel

$$PV = \frac{C_1 \times V_1}{C_2}$$

PV = Plasmavolumen

C_1 = Zerfallszahl der Standardaktivität/ Zeit

C_2 = Zerfallszahl der Probenaktivität/ Zeit

V_1 = Volumen des Standards (1000 ml)

d) EZV

Der Verteilungsraum von trägerfreiem $Na_2S^{35}O_4$ innerhalb 120 Minuten wurde als EZV angenommen.

Es wurden 10-15 µCi $Na_2S^{35}O_4$ injiziert und nach 30,60 und 120 Minuten Blutproben entnommen. Zur gleichen Zeit wurde mittels Blasenspülung Urin gewonnen.

Die Zerfallsraten der Proben wurden in einem Flüssigkeitsszintillationszähler (Beckmann LS 150) gemessen. Die Berechnung erfolgte dann durch die schon oben angegebene Verdünnungsformel.

Die Zerfallsrate zum Injektionszeitpunkt wurde durch Extrapolation der nach 30,60 und 120 Minuten gewonnenen Werte erhalten.Dabei waren die Zerfallsraten der Blutproben um das durch den Urin ausgeschiedene radioaktive Material korrigiert worden.

Näheres zur Methodik der EZV-Bestimmung siehe bei RYAN (85).

e) Das Volumen des interstitiellen Raumes

Das ISFV ergab sich aus der Differenz der Albumin- und Sulfat - Verteilungsvolumina.

f) Statistik

Bei der Auswertung der Ergebnisse wurden die üblichen statistischen Verfahren zur Ermittlung des Mittelwertes $\bar{x}$, der Standardabweichung SD sowie der t-Test nach Student für gepaarte Werte angewendet.

Dabei wurde der jeweilige Wert immer mit der Kontrolle verglichen.

Als oberste Signifikanzgrenze galt $p < 0{,}05 \triangleq 5\%$.

g) Abkürzungen

EZV	Extrazellulärvolumen
HF	Herzfrequenz
HZV	Herzzeitvolumen
ISFV	Interstitielles Flüssigkeitsvolumen
IZV	Intrazellulärvolumen
PV	Plasmavolumen
SD	Standardabweichung
TPR	Totaler Peripherer Widerstand
ZVD	Zentraler Venendruck

ERGEBNISSE

1. Kompartimente

In der ersten Versuchsserie wurden Messungen an 5 Tieren vorgenommen. Die Hunde liefen 25,5 ± 13,5 km und verloren dabei 4,25 ± 0,67 % ihres Körpergewichtes.

Die Ergebnisse sind in Tab. 1 eingetragen. Es handelt sich dabei um die Mittelwerte von mindestens 2 Kontroll- bzw. Arbeitsversuchen.
Allerdings konnte bei den Tieren B und F lediglich eine Kontrollmessung, bei Tier A nur ein Arbeitsversuch vorgenommen werden. Es kann aber gesagt werden,daß der Aussagewert der Ergebnisse hierdurch nicht beeinträchtigt wird. Das ergibt sich aus der in der Literatur beschriebenen guten Reproduzierbarkeit der verwendeten Methoden (62,85,94,100,105), die durch die geringen Streubreiten der mehrfach gemessenen Tiere (höchste Standardabweichung bei den EZV-Messungen ± 93 ml, bei den PV-Messungen ± 37 ml) auch in dieser Arbeit belegt werden konnte.

Aus Tab. 1 ist zu ersehen, daß das PV trotz Flüssigkeitsverlusten zwischen 600 und 700 g kaum gegenüber den Kontrollbedingungen verändert war. Lediglich bei Hund C lag das PV nach Arbeit um 9 % unter dem Kontrollwert.
Im Mittel ergab sich eine Abnahme des PV um 1,8 %, die aber nicht signifikant war.

Die gleiche Tendenz wie das PV zeigte das EZV. Auch hier wurde im Mittel eine leichte Abnahme um ca. 100 ml, entsprechend 1,8 % des Kontrollwertes gefunden (n.s.).

	EXTRACELLULAR FLUID VOLUME		PLASMA VOLUME		INTERSTITIAL FLUID VOLUME		Δ BODY WEIGHT	
ANIMAL	CONTROL [ml]	RECOVERY [ml]	CONTROL [ml]	RECOVERY [ml]	CONTROL [ml]	RECOVERY [ml]	[g]	[%]
A	3875	3951	867	882	3008	3069	700	4.09
B	2789	2737 (2604)	625	648 (616)	2164	2089 (1979)	700	5.24
C	4295	387[illegible]	968	882	3327	2981	610	3.20
F	2941	3013	735	739	2206	2274	600	4.14
G	3563	3397	1008	978	2555	2419	630	4.56
$\bar{x}$	3493	3394	841	826	2652	2566	648	4.25
SD	± 564	± 472	± 143	± 117	± 454	± 390	± 44	± 0.67

Tab. 1

Darstellung der Mittelwerte der Kompartimentmessungen an 5 Hunden. Es handelt sich um Kontrollwerte und Werte, die 2 Stunden nach Beendigung der Leistung ermittelt wurden. Bei den Tieren A, C, F und G betrug die Gewichtsdifferenz zwischen Kontroll- und Arbeitsversuchen maximal 100 Gramm. Tier D wog bei den Arbeitsversuchen 650 Gramm mehr als bei den Kontrollversuchen.
Bei diesem Tier wurde deshalb eine Korrektur vorgenommen durch Multiplikation des Meßwertes mit dem Faktor $\text{Körpergewicht}_{\text{Kontrolle}}/\text{Körpergewicht}_{\text{Arbeit}}$.
Der errechnete Wert ist in Klammern unter dem Meßwert angegeben.

Bei der Betrachtung der einzelnen Tiere war es wiederum Tier C, dessen EZV beträchtlich abgenommen hatte. Bei den Tieren A und F wurde sogar eine leichte Zunahme des EZV nach der Arbeit gemessen.
Eine Erklärung für die vom restlichen Kollektiv abweichenden Werte von Tier C an Hand der experimentellen Bedingungen kann nicht gegeben werden (s. aber S. 34).

2. Elektrolyte und Glukose

Diese Versuchsserie wurde an 7 Tieren ausgeführt. Die Tiere liefen dabei 29,3 ± 9 km und verloren 4,65 ± 0,97 % ihres Körpergewichtes.

In Abb. 2 ist der zeitliche Verlauf der Natrium-, Chlorid-, Kalium- und Glukosekonzentrationen während Arbeit und bis zur 180. Minute der Erholungsphase dokumentiert.

Die Natrium- und Chloridkonzentrationen verhielten sich gleichsinnig. Einem deutlichen Anstieg beider Konzentrationen während der Arbeit folgten nur noch geringe Konzentrationsänderungen in der Erholungsphase.
Der mittlere Anstieg der Natriumkonzentration während der Arbeit betrug 5,2 mmol/l ($p < 0{,}001$), derjenige der Chloridkonzentration 7,2 mmol/l ($p < 0{,}001$), wie aus Tab. 2 zu ersehen ist.

Es ist naheliegend, diese Konzentrationsanstiege als Ausdruck eines extrazellulären Wasserverlustes zu deuten.
Unter der vereinfachenden Annahme, daß der Na-Gehalt des extrazellulären Raumes während der Arbeit konstant bleibt, würden die Na-Konzentrationsanstiege einem extrazellulären Wasserverlust

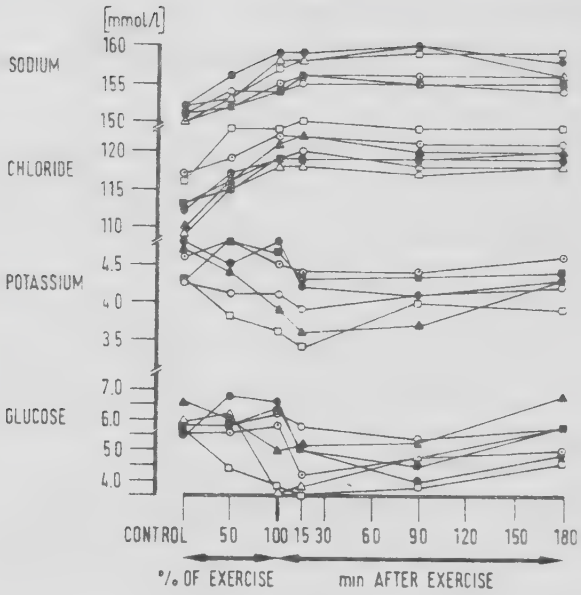

Abb. 2

Darstellung des zeitlichen Verlaufes der Natrium-, Chlorid-, Kalium- und Glukosekonzentrationen im Serum vor, während und nach langdauernder Körperarbeit.
Die Natrium- und Kaliumkonzentration wurde bei 6 Tieren, die Chlorid- und Glukosekonzentration bei 7 Tieren bestimmt.

Animal A ○
Animal B ●
Animal C □
Animal D ■
Animal E △
Animal F ⊙
Animal G ▲

	SODIUM [mmol/l]	CHLORIDE [mmol/l]	POTASSIUM [mmol/l]	GLUCOSE [mmol/l]
CONTROL	151.0 ± 0.8	112.9 ± 2.7	4.49 ± 0.22	5.81 ± 0.36
50 % of EXERCISE	153.0 ± 1.4	117.3 ± 2.7	4.40 ± 0.36	5.80 ± 0.68
100 % of EXERCISE	156.2 ± 1.9	120.1 ± 1.7	4.26 ± 0.43	5.33 ± 1.13
15 min after EXERCISE	157.0 ± 1.4	120.6 ± 2.0	3.93 ± 0.41	4.63 ± 0.79
90 min after EXERCISE	157.5 ± 2.2	119.6 ± 1.8	4.11 ± 0.23	4.66 ± 0.56
180 min after EXERCISE	156.3 ± 1.7	119.9 ± 1.6	4.28 ± 0.21	5.53 ± 0.69

Tab. 2

Arithmetische Mittelwerte und Standardabweichungen der Elektrolyt- und Glukosekonzentrationen im Serum vor, während und nach langdauernder Körperarbeit.

von 100 - 180 ml entsprechen. Das bedeutet, daß nur etwa 15 - 25 % des Flüssigkeitsverlustes an die Umgebung zu Lasten des EZV gehen.

Die errechnete Abnahme des EZV um 100 - 180 ml stimmt in der Größenordnung gut mit der gemessenen mittleren Abnahme des EZV überein (s. Tab. 1).
Bei Betrachtung der einzelnen Tiere ergeben sich jedoch z.T beträchtliche Diskrepanzen.
Kann man bei den Tieren B und G noch von einer guten Übereinstimmung von berechneten und gemessenen Werten sprechen, so sind bei den restlichen Tieren die Abweichungen doch erheblich.
Die größte Abweichung war bei Tier C zu verzeichnen, wo das gemessene EZV um 261 ml unter dem berechneten lag.
In Tab. 3 sind gemessene und berechnete Volumina einander gegenübergestellt.

Prinzipiell lassen sich zwei Ursachen für die Diskrepanzen denken:

1. Die Gründe liegen im methodischen Bereich.
   Dabei kämen zum einen die Fehlerbreite der Sulfatmethode in Frage, zum anderen Tagesschwankungen bei den einzelnen Tieren, da die Bestimmung der Elektrolyte und der Kompartimente in zwei verschiedenen Versuchsserien erfolgte.
   Es sei aber an dieser Stelle vermerkt, daß man eher nach den physiologischen Ursachen als nach methodischen Fehlern suchen sollte.
2. Die Annahme eines konstanten Na-Gehalts des extrazellulären Raumes während der Meßperiode ist falsch.

ANIMAL		EXTRACELLULAR FLUID VOLUME		SODIUM	Δ ECFV
		measured [ml]	calculated [ml]	[mmol/l]	[ml]
A	CONTROL	3875		151	
	RECOVERY	3951	3775	155	+176
B	CONTROL	2789		152	
	RECOVERY	2737	2666	159	+ 71
C	CONTROL	4295		152	
	RECOVERY	3871	4132	158	-261
F	CONTROL	2941		150	
	RECOVERY	3013	2828	156	+185
G	CONTROL	3563		150	
	RECOVERY	3397	3383	158	+ 14

Tab. 3

Gemessene und mit Hilfe der Natriumkonzentrationen unter Annahme eines konstanten Na-Gehalts des EZV errechnete Volumina des extrazellulären Raumes.
Ganz rechts sind die Differenzen zwischen gemessenen und errechneten Volumina angegeben.

Es existieren sowohl Befunde darüber, daß Natrium den extrazellulären Raum verläßt, als auch Anhaltspunkte, die für einen Zuwachs des extrazellulären Na-Gehalts sprechen.
Darauf soll im einzelnen aber bei der Besprechung der Ergebnisse eingegangen werden.

In Vorwegnahme dieser Diskussion lassen die Ergebnisse der Kompartimentmessungen wie der Elektrolytbestimmungen den Schluß zu, daß das EZV nach Arbeit nur geringfügig abnimmt.
In diesem Zusammenhang soll auch darauf hingewiesen werden, daß keine Korrelation zwischen der Abnahme des Körpergewichtes und dem Anstieg der Natriumkonzentration bestand.
Außer den Flüssigkeitsverlusten an die Umgebung müssen also auch noch andere Faktoren, z.B. Wasserverschiebungen innerhalb der Kompartimente, die Natriumkonzentration beeinflußt haben.

Weniger einheitlich als die Natrium- und Chloridkonzentration verhielt sich der Serumkaliumspiegel.
Während der Arbeit wurde bei 3 Tieren ein Anstieg der Werte registriert, bei den anderen fiel die Konzentration kontinuierlich ab.
In den ersten 15 Minuten der Erholungsphase kam es bei allen Tieren zu einem deutlichen Abfall der Kaliumkonzentration, die zu diesem Zeitpunkt um 12 % unter dem Kontrollwert lag ($p < 0,05$).

Die Glukosekonzentration zeigte ein ähnliches Muster. Die niedrigsten Werte wurden 15 Minuten nach Arbeitsende gefunden, und der Mittelwert lag 20 % unter dem Kontrollwert ($p < 0,01$).
Danach stieg die Konzentration wieder an, blieb aber auch nach 180 Minuten noch 5 % unter dem Kontrollwert (n.s.).

Ebenso wie die Kaliumkonzentrationen waren auch die Glukosekonzentrationen während Arbeit bei den einzelnen Tieren unterschiedlich.
Auffällig war dabei die Parallelität der Kalium- und Glukosekonzentrationen bei Betrachtung der einzelnen Tiere.
Bei den Tieren C und G fielen beide Konzentrationen ab, bei den Tieren D und F stiegen sie an.
Diese Parallelität der Konzentrationsverläufe kann als Ausdruck der bekannten Tatsache interpretiert werden, daß Verschiebungen von Glukosemolekülen über die Zellmembran mit Kaliumtransporten in gleicher Richtung verbunden sind (15,25,39).

In Abb. 3 sind daher die Kaliumkonzentrationen als Funktion der Glukosekonzentrationen eingetragen.
Es ist zu sehen, daß eine eindeutige Korrelation der beiden Parameter besteht ($r = 0{,}54$; $p < 0{,}01$).

In der Erholungsphase ließ sich auch ein Zusammenhang zwischen der arteriellen Temperatur und dem Kaliumspiegel ableiten.
Da diese Beobachtung einiger theoretischer Erläuterungen bedarf, soll die Darstellung des Zusammenhanges erst bei der Besprechung der Ergebnisse erfolgen (s.S. 47).
Vorweg sind aber schon in Tab. 4 die Werte der Kaliumkonzentrationen und der arteriellen Temperatur[+] einander gegenübergestellt.

[+] Die Bestimmung der arteriellen Temperatur wurde im Rahmen einer anderen Untersuchung innerhalb unserer Arbeitsgruppe vorgenommen (38).
Die Versuchstiere und die experimentellen Bedingungen entsprachen denen in der vorliegenden Arbeit.

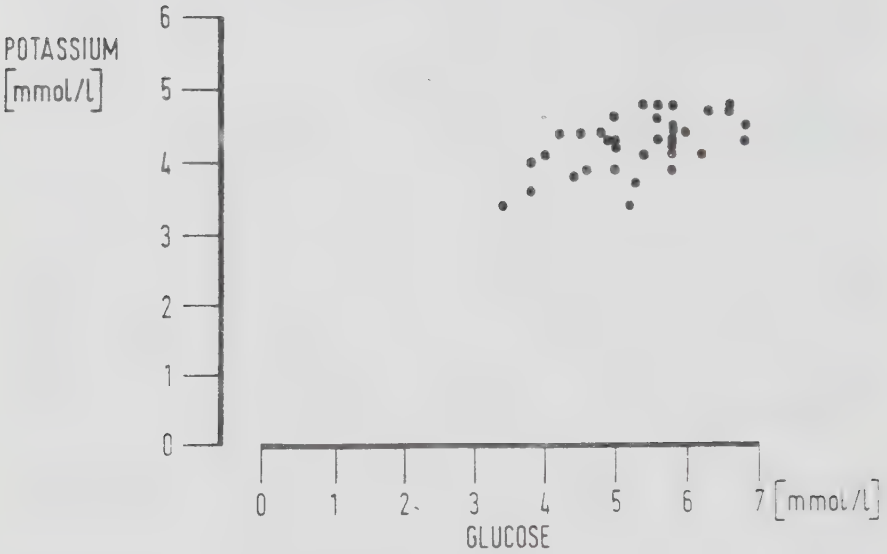

Abb. 3

Darstellung der Kaliumkonzentrationen im Serum als Funktion der Glukosekonzentrationen vor, während und nach langdauernder Körperarbeit.

$y = 2,97 + 0,24\ x$

$r = 0,547$

$p \quad 0,01$

$n = 36$

	CONTROL		15 min AFTER EXERCISE		90 min AFTER EXERCISE		180 min AFTER EXERCISE	
ANIMAL	T_{art} [°C]	POTASSIUM [mmol/l]	T_{art} [°C]	POTASSIUM [mmol/l]	T_{art} [°C]	POTASSIUM [mmol/l]	T_{art} [°C]	POTASSIUM [mmol/l]
A	38.5	4.3	39.0	3.9	38.7	4.1	38.6	4.2
B	38.5	4.8	39.0	4.2	38.6	4.1	38.4	4.3
C	38.5	4.3	39.1	3.4	38.7	4.0	38.5	3.9
D	38.0	4.3	38.7	4.3	38.3	4.4	38.0	4.4
G	38.5	4.7	39.0	3.4	38.7	3.7	38.2	4.3

Tab. 4

Gegenüberstellung der arteriellen Temperatur und der Kaliumkonzentration vor und nach langdauernder Körperarbeit.
Die hier angegebenen Werte liegen dem Diagramm auf S. 47 zugrunde.

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

1. Der intravasale Raum nach körperlicher Arbeit

In der Einleitung war herausgestellt worden, daß ein langfristig nach Körperarbeit erhöhtes HZV, das wegen der vielfältigen Transportaufgaben in der Erholungsphase zu fordern war, ein adäquates Füllungsvolumen des Kreislaufs voraussetzt.

Die Ergebnisse der PV-Messungen zeigen, daß tatsächlich intravasale Flüssigkeitsverluste größeren Ausmaßes bei den Hunden nicht auftraten.
Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit den an Sportlern gewonnenen Ergebnissen verschiedener Autorengruppen (6,33,49, 57,69,76,78,81).

Bevor aber einige Mechanismen besprochen werden, die ein trotz erheblicher Flüssigkeitsverluste unvermindertes intravasales Volumen nach Arbeit aufrechterhalten haben könnten, muß das Augenmerk noch einmal auf die experimentellen Voraussetzungen gerichtet werden.

In der vorliegenden, wie auch in den oben zitierten Arbeiten, kam die Dehydratation durch eine Ausdauerleistung in kühler Umgebung zustande.
SALTIN hat 1964 in einer größeren Studie herausgestellt, daß die Wahl des Dehydratationsmodells entscheidend ist für die Auswirkungen des Flüssigkeitsverlustes auf das intravasale Volumen (86).
So war eine Dehydratation durch Hitzestress von einer beträchtlichen Abnahme des PV um 20% des Kontrollwertes begleitet, während

Dehydratation durch Körperarbeit in kühler Umgebung zu keiner PV-Veränderung führte. Eine Überlagerung dieser beiden extremen Modelle stellte die Dehydratation durch Körperarbeit bei hoher Umgebungstemperatur dar, bei der das PV um ca. 10 % abnahm. Dabei war in allen Fällen das Ausmaß der Dehydratation, gemessen an der Abnahme des Körpergewichtes, annähernd gleich.

Als eine der Ursachen dieses unterschiedlichen Verhaltens des PV wurde von SALTIN das bei Körperarbeit - im Gegensatz zum Hitzestress - aus dem Stoffwechsel intrazellulär freigesetzte Wasser angesehen, das die Flüssigkeitsverluste an die Umgebung kompensieren soll.
Dieses Wasser kommt aus zwei verschiedenen Quellen.

1. Bei der Verbrennung von Substraten entsteht Oxidationswasser.
   Die Menge pro Gramm verbrannten Substrates kann aus der stöchiometrischen Analyse der den Verbrennungsvorgang beschreibenden Summenformel berechnet werden.
   Für die Kohlehydratverbrennung lautet diese Formel
   $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$,
   für die Fettverbrennung, in diesem Beispiel Tristearin,
   $C_{57}H_{110}O_6 + 81{,}5\ O_2 \longrightarrow 57\ CO_2 + 55\ H_2O$.
   Legt man diese Formeln zugrunde, so ergibt sich, daß pro Gramm Kohlehydrat 0,6 ml , pro Gramm Fett 1,1 ml Oxidationswasser entstehen.
   Das Eiweiß spielt als Energiequelle während Körperarbeit keine Rolle (17) und findet deshalb hier keine Berücksichtigung.
2. Zusammen mit Glykogen ist in der Zelle Wasser gespeichert,

das beim Glykogenabbau freigesetzt wird.
Dabei ist über den Mechanismus dieser Speicherung wenig bekannt. Auch bestehen in der Literatur unterschiedliche Auffassungen über die Menge des mit dem Glykogen gespeicherten Wassers. OLSSON et al. nehmen an, daß pro Gramm Glykogen 3 - 4 ml Wasser gespeichert sind (70).In älteren Arbeiten wird ein Wert von 2,4 - 2,7 ml Wasser pro Gramm Glykogen angegeben (14,25,75,106).

Wie auch immer, dieses intrazellulär gespeicherte Wasser wie auch das Oxidationswasser spielt wegen des großen Energieumsatzes bei einer Ausdauerleistung eine wichtige Rolle im Wasserhaushalt des Organismus. Die quantitativen Auswirkungen sollen bei der Besprechung der EZV-Messungen diskutiert werden.

Eine weitere Ursache des differenten PV-Verhaltens in Abhängigkeit vom Dehydrierungsmodell muß in den unterschiedlichen Anforderungen an die Thermoregulation gesehen werden.
In kühler Umgebung genügen bei gleichem Arbeitsumsatz schon geringere Schweißmengen zur Entwärmung des Körpers als in warmer Umgebung, da bei geringen Außentemperaturen der Anteil der Wärmeverluste durch Strahlung und Leitung gegenüber dem durch Schwitzen zunimmt (79).
Da die innerhalb kurzer Zeit auftretenden großen Schweißverluste in warmer Umgebung kurzfristig nur aus dem PV gedeckt werden können, wird die Abnahme des intravasalen Volumens unter diesen Bedingungen verständlich.

Die angeführten Mechanismen der Wasserverschiebung von intra- nach extrazellulär können zwar eine gewisse Konstanz des EZV

erklären, die tatsächlich gemessen wurde (s. Tab. 1), nicht aber speziell die Konstanz des PV. Das soll im folgenden behandelt werden.

An der Regulation und Homöostase des PV sind eine ganze Reihe von Mechanismen beteiligt.
GAUER und HENRY vertreten die weithin anerkannte Hypothese, daß das Blutvolumen die Regelgröße in einem speziellen Regelkreis darstellt, dessen Meßfühler intrathorakale Volumenrezeptoren sind. Als Stellglied in diesem Regelkreis ist die ADH-Wirkung an der Niere anzusehen (29).
Neben dieser Regulation sind aber zur Aufrechterhaltung eines adäquaten PV noch eine Reihe von anderen Faktoren notwendig. Dies gilt sowohl für die kurzfristige wie für die langfristige PV-Regulation.
Dabei sind der kolloidosmotische und der hydrostatische Kapillardruck wichtige Größen, die Flüssigkeitsverschiebungen zwischen dem intravasalen und interstitiellen Raum bewirken können.
Wie verhalten sich nun diese beiden Parameter in der Erholungsphase?

Während Körperarbeit kommt es im arbeitenden Muskel zu einer Erhöhung des hydrostatischen Kapillardrucks, bedingt durch die Weitstellung der Arteriolen und den zu dieser Zeit erhöhten Venentonus. 10 - 20 Minuten nach Arbeitsende klingt jedoch der venöse Tonus ab (45,103). Dies führt zu einer Verringerung des prä-/postkapillären Widerstandsverhältnisses, somit zu einer Verminderung des hydrostatischen Kapillardrucks, die wiederum eine Verschiebung des Filtrationsgleichgewichtes in Richtung des intravasalen Raumes zur Folge hat.

Eine Nettoeinwärtsfiltration setzt allerdings eine ausreichende Füllung des interstitiellen Raumes und damit eine entsprechende Höhe des interstitiellen Druckes voraus, da das Filtrationsgleichgewicht mit von der Differenz von intravasalem und interstitiellem Druck bestimmt wird.

Als zusätzliche Möglichkeit einer Einwärtsfiltration zu bewirken, ist eine Erhöhung des intravasalen kolloidosmotischen Druckes anzusehen.
Die physiologische Bedeutung der intravasalen Proteinkonzentrationen und des kolloidosmotischen Druckes für die Kontrolle des PV ist allgemein anerkannt und experimentell belegt (60,99). Dabei kommt es aber nicht allein auf die intravasalen Proteinkonzentrationen an, sondern auf die Verteilung der kolloidosmotischen Kräfte auf beiden Seiten der kapillären Membran. Der transkapilläre Gradient der Proteinkonzentrationen wiederum ist abhängig vom Proteingehalt und von der Füllung des intravasalen und interstitiellen Raumes.
Da direkte Messungen der interstitiellen Proteinkonzentrationen methodisch außerordentlich schwierig sind, kann man sich mit dem Begriff der "Kolloidosmotischen Effizienz" behelfen. Das ist das Flüssigkeitsvolumen pro Gramm Protein im intravasalen Raum bei gegebenem kolloidosmotischen Druck (88).
Steigt z.B. die intravasale Proteinkonzentration und damit der intravasale kolloidosmotische Druck durch einen Wasserverlust des extrazellulären Raumes an, dann sinkt die kolloidosmotische Effizienz, weil einerseits trotz unveränderten intravasalen Proteingehaltes das PV vermindert ist, andererseits der kolloidosmotische Gradient über die kapilläre Membran unverändert ist,

da das Interstitium ebenfalls von dem extrazellulären Wasserverlust betroffen ist.
Mit anderen Worten, kolloidosmotische Kräfte des intravasalen Raumes können nur wirksam werden, wenn Wasser aus dem Interstitiu mobilisiert werden kann.

Nach Befunden von RÖCKER et al. (81) sowie NOVOSADOVA (69) kommt es sofort nach Arbeitsende über den Lymphweg zu einem Proteinshift von extra- nach intravasal. SENAY macht dafür die wie eine Massage wirkenden Muskelkontraktionen und einen "Spüleffekt" des Interstitiums verantwortlich, der durch die vermehrte Hautdurchblutung zustande kommt (91,92).
Dieses Einschwemmen der Proteine aus dem interstitiellen Raum über das Lymphsystem führt also zu einem Anstieg des kolloidosmotischen transkapillären Gradienten und damit - wiederum unter der Voraussetzung eines nur geringen interstitiellen Wasserverlustes - zu einem Anstieg der Kolloidosmotischen Effizienz. Dies bedeutet, daß günstige Bedingungen für eine transkapilläre nach intravasal gerichtete Wasserbewegung vorhanden sind.

Die eben beschriebenen Mechanismen sollten ein adäquates PV in der Erholungsphase trotz erheblicher Flüssigkeitsverluste garantieren.

Einwände gegen den Befund eines konstanten PV nach mit Dehydratation einhergehender Arbeit sind von COSTILL et al. in einer neueren Untersuchung erhoben worden (20).
Darin sind PV-Abnahmen gleichen Ausmaßes bei Dehydratation durch Körperarbeit wie durch Hitzestress beschrieben. Allerdings lag

die Umgebungstemperatur bei den COSTILLschen Arbeitsversuchen bei 24 °C und damit unserer Meinung nach im Grenzbereich, wo sich die Modelle "Hitzestress" und "Körperarbeit" überlagern. Auch wurde im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit die PV-Bestimmung direkt nach Arbeitsende vorgenommen, also zu einer Zeit, da hydrostatische Kräfte noch eine Verschiebung von Flüssigkeit nach intravasal verhindert haben könnten.

In den schon oben zitierten Arbeiten von RÖCKER et al. (81) und NOVOSADOVA (69) ist der zeitliche Verlauf der PV-Veränderungen nach Körperarbeit dargestellt worden. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß für die Rückkehr des PV zum Kontrollwert ein Zeitfaktor einkalkuliert werden muß. Es dauerte gewöhnlich 30 - 60 Minuten bis das PV nach Körperarbeit seinen Kontrollwert wieder erreicht hatte.

2. Der extrazelluläre und interstitielle Raum nach körperlicher Arbeit

Im vorigen Abschnitt wurde bereits auf die Bedeutung der Größe des interstitiellen Raumes für die Regulation des PV hingewiesen.

Da nur ca. 15 - 25 % des gesamten Flüssigkeitsverlustes zu Lasten des interstitiellen Raumes gehen, wird eine effektive PV-Regulation ermöglicht.
Obwohl eine direkte Bestimmung des IZV nicht vorgenommen wurde, muß man annehmen, daß der verbleibende Flüssigkeitsverlust vom intrazellulären Raum getragen wird.

Geht man davon aus, wobei diese vereinfachende Annahme beim Hund den realen Verhältnissen sehr nahe kommt, daß es sich bei dem Flüssigkeitsverlust um reines Wasser handelt, also keine osmotisch wirksamen Teilchen verloren gehen, sollte man annehmen, daß sich ein Flüssigkeitsverlust aufgrund osmotischer Kräfte auf die Kompartimente entsprechend ihrer Größe verteilt.

Nach MOORE (68) besteht zwischen IZV und EZV ein Größenverhältnis von 1 zu 1,25 - 1,5 , so daß bei gleichmäßiger Verteilung etwa 40 - 45 % eines Flüssigkeitsverlustes aus dem EZV kommen müßten.
Bei extrazellulären Elektrolytverlusten wäre der Prozentsatz sogar noch größer.
Es müssen bei körperlicher Arbeit also Mechanismen vorhanden sein, die eine stärkere Abnahme des EZV verhindern.

Da es während Arbeit zu einem Anstieg der extrazellulären Osmolalität kommt und dieser Parameter wesentlichen Einfluß

auf die Flüssigkeitsverteilung zwischen IZV und EZV hat, könnte man vermuten, daß die erhöhte Osmolalität zu einer Flüssigkeitsverschiebung aus dem IZV in das EZV führt. Dies muß aber genauer analysiert werden.

Einerseits ist die erhöhte Osmolalität Ausdruck gesteigerter Stoffwechselaktivität mit der Bildung von Laktat und anderen Stoffwechselprodukten (46,63).
Da diese Stoffe in der Zelle entstehen und annähernd unbehindert die Kompartimentsgrenzen passieren können, dürfte es nicht zur Ausbildung von länger bestehenden Konzentrationsgradienten und damit auch nicht zu Nettoverschiebungen von Wasser kommen.
Die zweite wesentliche Ursache der Osmolalitätserhöhung ist der Anstieg der Natrium- und Chloridkonzentrationen.
Dabei wurde schon weiter oben erwähnt, daß diese Anstiege nur z.T. Ausdruck des extrazellulären Wasserverlustes durch Evaporation (Hecheln) sind.

KORGE und VIRU haben bei trainierten Ratten, die bis zur Erschöpfung geschwommen waren, einen Natriumshift mit nachfolgendem Wassershift aus dem IZV in das EZV beobachtet. Bei untrainierten Tieren verliefen die Shifts in umgekehrter Richtung.
Die Autoren machten für diese Shifts die Höhe des Kortisolspiegels verantwortlich, der bei den trainierten Tieren gegenüber den Kontrollbedingungen erhöht, bei den untrainierten erniedrigt war (55,56).
Ein solcher Mechanismus könnte unter Umständen auch das unterschiedliche Verhalten der Tiere bei den EZV-Messungen in dieser Untersuchung erklären. Das würde bedeuten, daß Tier C, bei dem ein deutlicher Volumenverlust des extrazellulären Raumes re-

gistriert wurde, sich bei den Messungen in einem schlechteren Trainingszustand befand als die anderen Tiere.
Dem Tranierten stände über den geschilderten Mechanismus, der wahrscheinlich einen aktiven Transportvorgang beinhaltet, eine Möglichkeit zur Verfügung, das EZV auf Kosten des IZV relativ konstant zu halten (28).

Eine weitere Möglichkeit, die geringen extrazellulären Flüssigkeitsverluste zu erklären, ist in der Freisetzung von intrazellulär entstehendem Wasser in den extrazellulären Raum zu sehen.
Um abzuschätzen, welche Rolle dieses Wasser im Flüssigkeitshaushalt während Arbeit spielt, wäre eine Berechnung der freigesetzten Wassermenge nützlich. Obwohl dies die Kenntnis des Energieumsatzes voraussetzt und direkte Messungen bei unseren Tieren nicht vorgenommen wurden, wird der Versuch unternommen, auf der Basis von Literaturangaben den Energieumsatz zu berechnen.

TAYLOR und SCHMIDT-NIELSEN (101) geben folgende Gleichung an, in der der O_2-Verbrauch eines Hundes, der Laufbandarbeit leistet, in Abhängigkeit von der Laufdauer und Laufgeschwindigkeit beschrieben wird:

$M = 0{,}17\ V + 0{,}65$ (M = ml O_2/g Körpergewicht/Stunde ;
V = km/Stunde)

Bei der Berechnung sollen die Werte von Tier G zugrunde gelegt werden.
Das 14 kg schwere Tier lief 180 Minuten lang bei einer Laufbandgeschwindigkeit von 13 km/Stunde und verlor dabei 630 g seines Körpergewichtes.

Setzt man diese Werte in die obige Formel ein, so errechnet sich ein O_2-Verbrauch von insgesamt 120 l. Bei einem kalorischen O_2-Äquivalent von 5 Kalorien pro 1 O_2 entspricht das einem Energieumsatz von 600 Kalorien.
Unter der vereinfachenden Annahme, daß dieser Energiebedarf allein aus dem Glykogenabbau gedeckt wird und pro Gramm Glykogen 4 Kalorien frei werden, wären 150 Gramm Glykogen abgebaut worden. Bei einem Verhältnis von 2,4 ml Wasser pro Gramm Glykogen würden also ca. 360 ml Wasser freigesetzt, das sind 57 % des während der Leistung aufgetretenen Flüssigkeitsverlustes.
Gleiche Kalkulationen bei den anderen Tieren ergaben Werte von 33 - 57 % des Flüssigkeitsverlustes.

Gegen diese Berechnung sind natürlich Einwände möglich.
So spielt z.B. das Fett bei einer Ausdauerleistung eine ebenso große Rolle als Energiequelle wie das Glykogen (17). Die tatsächlich verbrannte Glykogenmenge dürfte also geringer sein als die errechnete. Andererseits wurde die Bildung von Oxidationswasser nicht berücksichtigt.
Eine weitere Schwierigkeit bei der Berechnung bestand darin, aus den verschiedenen Literaturangaben über die mit dem Glykogen gespeicherte Wassermenge einen Wert herauszugreifen.
Um die Menge des endogen freigesetzten Wassers nicht zu überschätzen, wurde der niedrigste in der Literatur angegebene Wert (BRIDGE und BRIDGES 1931; 14) bei der Berechnung zugrunde gelegt.
Insgesamt kann man wohl davon ausgehen, daß die Kalkulation zumindest größenordnungsmäßig die wahren Verhältnisse wiedergibt. Das gilt sowohl bezüglich des freigesetzten Wassers als auch was

den berechneten Energieumsatz betrifft.

Diese Behauptung wird durch aus der Literatur entnommene Ergebnisse von ähnlichen Berechnungen gestützt.
Nach ASTRAND und RODAHL steht einem evaporativen Flüssigkeitsverlust von 1500 ml die Freisetzung von ca. 800 ml Wasser aus dem Stoffwechsel gegenüber (5a). ASTRAND und RODAHL gingen dabei von einem Energieumsatz von 1200 Kalorien und einer mechanischen Effizienz von 25 % aus, d.h. , daß 300 Kalorien des Gesamtenergieumsatzes in mechanische Arbeit umgesetzt werden. Die restlichen 900 Kalorien müssen als Wärme abgegeben werden. Dazu ist nach WYNDHAM eine Schweißproduktion von 1500 ml erforderlich (107).
KOZLOWSKI und SALTIN errechneten, daß bei ihren Probanden während einer Ausdauerleistung endogen 1100 ml Wasser frei wurden, wobei ein Flüssigkeitsverlust von etwa 3000 ml aufgetreten war (57).

Bezüglich des Energieumsatzes lassen sich die an die Hunde gestellten Anforderungen gut mit denen vergleichen, die an einen Marathonläufer gestellt werden. Dies zeigen Ergebnisse von PUGH, die an 56 Marathonläufern gewonnen wurden (77).
PUGH registrierte dabei folgende Durchschnittswerte:
Um die 42 km zurückzulegen, benötigten die Läufer durchschnittlich 194 Minuten und verbrauchten 555 l O_2 , was einem Energieumsatz von ca. 2800 Kalorien entsprach. Der Schweißverlust betrug 3100 ml , das waren 4,92 % des Körpergewichtes von 63 kg. Bezieht man diese Werte auf das Körpergewicht und eine Zeiteinheit, dann lassen sie sich mit den im Beispiel verwendeten Werten vergleichen.

In Tab. 5 wurden deshalb O_2-Aufnahme, Energieumsatz und Flüssigkeitsverlust einander gegenübergestellt.

	O_2-AUFNAHME (l/Std./kg)	ENERGIEUMSATZ (kcal/Std./kg)	FLÜSSIGKEITSVERLUST (ml/Std./kg)
MARATHONLÄUFER	2,72	13,74	15,22
HUND	2,86	14,29	15,00

Tab. 5

Vergleichende Gegenüberstellung von O_2-Verbrauch, Energieumsatz und Flüssigkeitsverlust während einer Ausdauerleistung beim Menschen (Marathonläufer, nach PUGH , 77) und beim Hund. Nähere Erläuterungen s.Text.

Ein weiterer Aspekt des endogen freigesetzten Wassers soll noch behandelt werden.
Da es dem Organismus vorher nicht als Lösungsraum zur Verfügung gestanden hat, kommt es einer exogenen Flüssigkeitszufuhr gleich. KOZLOWSKI und SALTIN sprechen deshalb auch von einem "effektiven" Flüssigkeitsverlust, der um die Menge des endogen freigesetzten Wassers kleiner ist als der mittels der Körpergewichtsabnahme gemessene (57).
Da es sich um elektrolytfreies Wasser handelt, kann man von einer Verteilung auf die Kompartimente entsprechend ihrer Größe ausgehen. Das erklärt einerseits die relativ geringe Abnahme des extrazellulären Raumes, andererseits hat auch das

IZV nicht so stark abgenommen, wie es durch die Differenz von Körpergewichtsverlust und Abnahme des EZV angezeigt wird.

Zusammenfassend lassen sich die Flüssigkeitsverschiebungen zwischen den Kompartimenten während und nach körperlicher Arbeit aus unserer Sicht folgendermaßen darstellen :
Beim Übergang von Ruhe in körperliche Arbeit kommt es zu einer Flüssigkeitsverschiebung aus dem intra- in den extravasalen Raum (42,53,63).
Dafür sind die Steigerung des effektiven Filtrationsdruckes sowie die Zunahme der extravasalen Osmolalität verantwortlich. Da letztere hauptsächlich auf den Anstieg der intrazellulären Lactatkonzentrationen zurückzuführen ist (46,63), diese wiederum abhängig ist von Dauer und Intensität der Arbeit (69), dürften bezüglich der nach extravasal verschobenen Flüssigkeitsmenge quantitative Unterschiede bei den verschiedenen Arbeitsformen bestehen.
Unklarheit besteht darüber, ob die nach extravasal verschobene Flüssigkeit letztlich in den interstitiellen oder den intrazellulären Raum gelangt.
CULLUMBINE und KOCH (21) fanden bei kurzdauernder Arbeit eine Zunahme des ISFV, die größer war als die ebenfalls registrierte Abnahme des PV. Die Autoren machten für diesen Befund einen Wassershift aus dem IZV verantwortlich.
Es liegen allerdings auch Arbeiten vor, die am isolierten Muskel kurzfristig eine Zunahme des intrazellulären Raumes beschrieben haben (96).
Dies kann jedoch nur für die aktiven Muskeln gelten und auch nur von vorübergehender Dauer sein, denn sonst käme das PV und

damit das O_2-transportierende System durch Volumenmangel in Gefahr, was sehr schnell leistungsbegrenzend wirken würde.

Es stellt sich dann ein neues Gleichgewicht der Flüssigkeitsverteilung ein, das abhängig ist vom zeitlichen und quantitativen Verhältnis des aus thermoregulatorischen Gründen auftretenden Flüssigkeitsverlustes und des aus dem Stoffwechsel freiwerdenden Wassers. Auch die erhöhte arterielle Osmolalität mag durch Rekrutierung von Wasser aus inaktivem Gewebe zur Konstanterhaltung des PV beitragen (43,63,64).
Diese Darstellung des zeitlichen Verlaufes der PV-Veränderung wird auch durch Befunde von AHLBORG (2), EKELUND (23) und COSTILL (20) bestätigt, nach denen bei Ausdauerleistung einer PV-Verminderung zu Beginn keine weitere Veränderung des intravasalen Volumens bis zum Ende folgte.
Trotz des unterschiedlichen Ausmaßes der PV-Abnahme bei verschiedenen Arbeitsformen, kann allgemein gesagt werden, daß die PV-Abnahme keinen leistungsbegrenzenden Faktor darstellt.

Nach Beendigung der Arbeit kommt es zu einer Rückverlagerung von Flüssigkeit in den intravasalen Raum, so daß das PV rasch wieder den Kontrollwert erreicht oder ihn sogar überschreitet (49,69,81).Ursächlich dafür ist eine Verschiebung des Filtrationsgleichgewichtes zugunsten des intravasalen Raumes, die durch einen Proteinshift über das Lymphsystem in den intravasalen Raum und durch eine Erniedrigung des hydrostatischen Kapillardruckes bewerkstelligt wird.
Es muß dabei für die Rückkehr des PV zur Norm ein Zeitfaktor einkalkuliert werden, der auf ca. 20 - 60 Minuten nach Arbeitsende zu schätzen ist.

Dabei wird die Nettoverschiebung von Wasser in den intravasalen Raum erst durch den nur geringen Volumenverlust des ISFV ermöglicht.

Durch diese Mechanismen wird in der FRÜHEN ERHOLUNGSPHASE ein ausreichendes Füllungsvolumen des Kreislaufs garantiert. Die defizitäre Flüssigkeits- und Nahrungsbilanz machen aber in der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE eine abgestimmte Aufnahme von Flüssigkeit und energieliefernden Substanzen notwendig, soll über einen längeren Zeitraum ein ausreichendes intravasales Füllungsvolumen aufrechterhalten werden.
Auf diese Problematik soll im späteren Teil der Arbeit noch eingegangen werden.

3. Die blutchemischen Parameter während und nach körperlicher Arbeit

a) Natrium und Chlorid

Beim Vergleich der gemessenen mit den mit Hilfe der Natriumkonzentrationen berechneten EZV war die Frage aufgetaucht, ob die Voraussetzung für die Berechnung, ein konstanter Na-Gehalt des extrazellulären Raumes, den realen Verhältnissen entspricht.

Sicherlich verläßt Natrium das EZV über die Niere.
Da aber sowohl die gesamte Urinausscheidung, wie auch speziell die Natriumexkretion während Körperarbeit stark vermindert ist (3), dürfte dadurch der Na-Gehalt des EZV nur wenig beeinflußt werden.
Eine weitere Möglichkeit wie Natrium den Körper und damit das EZV verlassen könnte, wäre der Weg über den Darm oder über die Schweißdrüsen.
Über die erste Möglichkeit kann keine Aussage gemacht werden.
Die zweite scheidet in unserem Fall weitgehend aus, da der Hund kaum Schweißdrüsen besitzt und somit auch die Elektrolytverluste über diesen Weg vernachlässigt werden können.
Beim Menschen dagegen können über den Schweiß beträchtliche Elektrolytmengen verlorengehen, was für die Homöostase des Salz-Wasserhaushaltes ein zusätzliches Problem darstellt.

Daß es auch Anhaltspunkte für einen Zuwachs des extrazellulären Na-Gehalts gibt, wurde bereits bei der Besprechung der EZV-Messungen hervorgehoben. Dabei wurden die Arbeiten von KORGE und VIRU erwähnt, in denen über einen Natriumshift aus dem intra- in den extrazellulären Raum berichtet wird (56,57).

Möglicherweise kompensieren sich die eben geschilderten Natriumshifts, so daß letztlich eine Konstanz des extrazellulären Na-Gehalts resultieren würde.
Ergebnisse von Muskelbiopsien, die an Sportlern vorgenommen wurden, zeigen während der Arbeit keine Veränderungen des extrazellulären Na-Gehalts, trotz großer Elektrolytverluste über den Schweiß (19). Allerdings ist es fraglich, ob aus den Verhältnissen im arbeitenden Muskel auf den gesamten Organismus geschlossen werden darf. Außerdem schließen die Autoren selbst eine große Fehlerbreite bei der verwendeten Biopsiemethode nicht aus.

Was auch immer hauptverantwortlich für die beobachteten Anstiege der Natriumkonzentrationen gewesen sein mag - Flüssigkeitsverluste aus dem oder Natriumshifts in das EZV - unsere Ergebnisse sind in Übereinstimmung, sowohl was die Tendenz als auch was die Größenordnung betrifft, mit in der Literatur vorgelegten Ergebnissen (3,9,19).

Dies gilt hinsichtlich der Tendenz auch für die Chloridkonzentrationen. Allerdings übertraf in der vorliegenden Arbeit der Anstieg der Chloridkonzentrationen (7 mmol/l über Kontrolle) noch den der Natriumkonzentrationen (5 mmol/l über Kontrolle). AHLBORG et al. konnten dagegen bei Menschen trotz erheblichen Anstiegs der Natriumkonzentrationen nur einen geringfügigen Anstieg der Chloridkonzentrationen registrieren (3).
Ähnliche Befunde wurden von SENAY und CHRISTENSEN (93) sowie BERGSTRÖM et al. (9) erhoben.
AHLBORG machte für diesen Befund die gegenüber der Natriumexkretion verstärkte Chloridexkretion im Schweiß verantwortlich.

So ist bekannt, daß das Konzentrationsverhältnis Na/Cl im Schweiß kleiner ist als in der extrazellulären Flüssigkeit (80).

Da Elektrolytverluste über den Schweiß beim Hund ausgeschlossen werden können, ist der in der vorliegenden Arbeit gefundene starke Anstieg der Chloridkonzentration - im Gegensatz zu den nur geringen Konzentrationsanstiegen bei Sportlern in den oben zitierten Arbeiten (3,9,93) - unter Umständen auf den Speziesunterschied zwischen Mensch und Hund zurückzuführen.

b) Kalium und Glukose

In zahlreichen Untersuchungen ist über einen Anstieg der Kaliumkonzentration während Körperarbeit berichtet worden (3,40,54,61,96,97,98).

Ursächlich für diesen Anstieg sollen verschiedene Faktoren sein.

So wurde über einen Verlust von Muskelkalium als Folge muskulärer Aktivität berichtet (24). Dieser zuerst am isolierten Muskel erhobene Befund konnte später auch am intakten Tier bestätigt werden (67).

Für einen extramuskulären Ursprung der Erhöhung des Serumkaliumspiegels spricht die Beobachtung einer verstärkten intravasalen Hämolyse während Körperarbeit (30).

KILBURN hat die Verschiebung von Kalium aus dem intra- in den extrazellulären Raum durch den während Arbeit erniedrigten pH-Wert als wesentliche Ursache für die erhöhte Kaliumkonzentration herausgestellt (47).

Nicht zuletzt kommt es auch beim Abbau von Glykogen zu einer Kaliumfreisetzung aus dem intrazellulären Raum, da Kalium zusammen mit Glykogen in der Zelle gespeichert ist (15,25).

Daß Verschiebungen von Kaliumionen eng mit dem Glukosetransport über die Zellmembran verbunden sind, konnte auch in der vorliegenden Untersuchung belegt werden (s. Seite 24).
Allerdings war ein einheitlicher Anstieg der Kaliumkonzentration während der Arbeit nicht nachweisbar. Dafür bietet sich folgende Erklärungsmöglichkeit an :

In Ermangelung von Schweißdrüsen verläuft beim Hund die evaporative Wärmeabgabe über die Lungen. Dies geschieht durch einen Anstieg des Atemminutenvolumens, wobei die Totraumventilation stärker ansteigt als die alveolare Ventilation (Hechelatmung).
Trotz des nur geringen Anstiegs der alveolaren Ventilation kommt es dabei zu erheblichen CO_2-Verlusten und somit bei Körperarbeit - im Gegensatz zum Menschen - zu einer alkalotischen Stoffwechsellage (27,31,104).
Darin sieht SCHMIDT-NIELSEN einen Hauptnachteil des phylogenetischen Modells "Evaporation durch Hecheln" gegenüber dem Modell "Evaporation durch Schwitzen" (89).
Da eine Alkalose mit einer Verschiebung von Kalium aus dem extra- in den intrazellulären Raum verbunden ist, scheinen sich beim Hund mehrere Kaliumshifts über die Zellmembran zu überlagern, so daß die Interpretation von Konzentrationsveränderungen während der Arbeit außerordentlich schwierig ist.
Zusammen mit den Befunden über eine Kaliurie während Körperarbeit (16, 82) könnte hierin die Ursache des unterschiedlichen Verhaltens der Kaliumkonzentrationen bei den einzelnen Tieren liegen.

Daß die Kaliumkonzentration wesentlich vom pH-Wert abhängig ist, wird bei der Betrachtung der Werte in der Erholungsphase

deutlich. Hier kommt es nach einem schnellen Abfall in den ersten 15 Minuten zu einem langsamen Wiederanstieg bis zum Ende der Beobachtungsperiode.
Dabei ist der anfängliche Abfall auf einen Kaliumshift in die Zelle zurückzuführen, da die während Arbeit verminderte Insulinkonzentration wieder ansteigt (41) und so zu einem Einbau von Glukose, mit nachfolgendem Kaliumshift, in die Zelle führt.
Dies läßt sich am Verlauf der Glukosekonzentration gut nachvollziehen (s. Abb. 2).
Die im weiteren Verlauf der Erholungsphase wieder ansteigende Kaliumkonzentration kann dagegen als Ausdruck einer Normalisierung des Säure-Base-Haushalts gedeutet werden.
Zwar wurde eine Bestimmung des pH-Werts nicht vorgenommen, da aber die Ventilationsgröße beim Hund wesentlich über die Körpertemperatur geregelt wird - eine erhöhte Körpertemperatur ist der potenteste ventilatorische Stimulus (27,31,108) - und das erhöhte Atemminutenvolumen für die alkalotische Stoffwechsellage verantwortlich ist, kann aus der Körpertemperatur indirekt auf den pH-Wert und somit, zumindest in der Erholungsphase, wo die oben geschilderten Ursachen von Kaliumverschiebungen keine Rolle mehr spielen, auf die Kaliumkonzentration geschlossen werden.

In Abb. 4 wurde deshalb der Serumkaliumspiegel in Abhängigkeit von der Körpertemperatur aufgetragen.
Man sieht, daß die beiden Parameter eindeutig miteinander korrelieren ($r = -0{,}63$; $p < 0{,}01$).

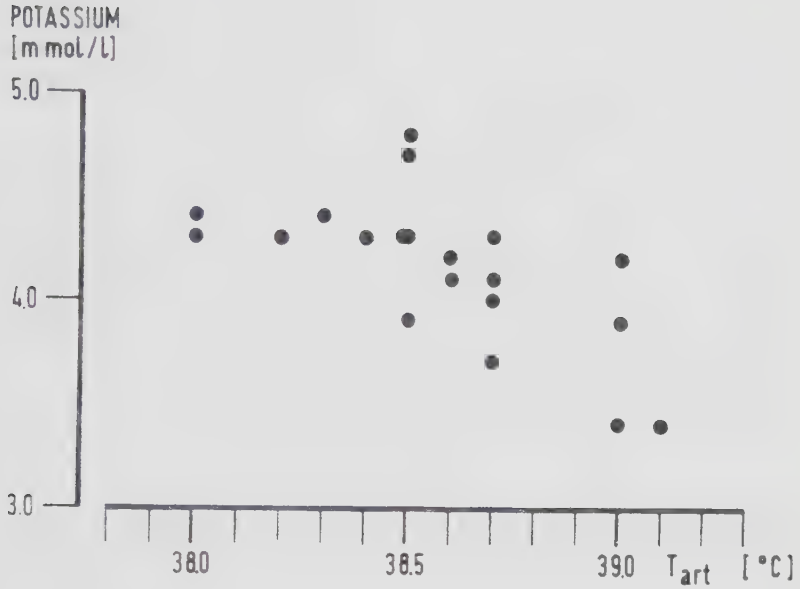

Abb. 4

Darstellung der Kaliumkonzentrationen im Serum als Funktion der arteriellen Temperatur vor und nach langdauernder Körperarbeit.

$y = 32,48 - 0,73\ x$

$r = - 0,63$

$p < 0,01$

$n = 20$

Nähere Erläuterungen s. Text.

DISKUSSION

Eingangs wurde schon darauf hingewiesen, daß keine zusammenfassenden Darstellungen der Trainingserholungsphase in der Literatur zu finden sind.
Einige Arbeiten beschäftigen sich zwar mit bestimmten Aspekten der Erholungsphase - wie auch im vorangehenden Teil dieser Arbeit die spezielle Problematik des Salz-Wasser-Haushalts behandelt wurde - eine generelle Übersicht, die die Einzelbefunde in den allgemeinen Kontext einordnet, fehlt jedoch.
Eine zusammenfassende Darstellung scheint uns aber aus mehreren Gründen notwendig zu sein.

Der moderne Wettkampfsport stellt zunehmende Anforderungen an die Athleten bezüglich des Trainingsumfangs, aber auch was die Häufigkeit der Wettkämpfe betrifft.
Beispielsweise müssen selbst Athleten in den Ausdauersportarten (5000 m, 10 000 m, Rudern, Schwimmen etc.) bei großen Veranstaltungen (Olympiade, nationale und internationale Meisterschaften) Vor-, Zwischen- und Endkämpfe bestreiten. Gleiches gilt für Spielsportarten (Fußball, Handball, Basketball, Hockey etc.), wo unter Umständen innerhalb von 14 Tagen 5 - 6 Spiele von 60 bis zu 120 Minuten Dauer absolviert werden müssen. Noch extremer sind die Anforderungen im Radsport, wo bei einem Etappenrennen, z.B. der Tour de France, über 3 Wochen hinweg täglich 5 - 8 Stunden gefahren werden, bei nur 2 Ruhetagen.
Eine optimale Betreuung der Athleten in der Erholungsphase ist nur bei gründlichen Kenntnissen der physiologischen Vorgänge gewährleistet und gehört zum Aufgabengebiet des dort tätigen

Sportmediziners. Aber auch der Allgemeinmediziner wird zunehmend mit Problemen konfrontiert, die sich aus einem regelmäßigen Training ergeben.

So nehmen immer größere Bevölkerungskreise, angeregt durch Werbeaktionen wie der "Trimm-Dich-Bewegung", an den sogenannten Volksläufen teil. In Schweden z.B. ist eine Teilnehmerzahl von 10 000 am "Vasa-Lauf", einem 86 km Skilanglauf, die Regel.
Ähnliche Verhältnisse sind in naher Zukunft, bedingt durch die Förderung des Breitensports, auch in der Bundesrepublik zu erwarten. Bereits heute sind Teilnehmerzahlen von 5000 an Volksläufen in Berlin keine Seltenheit, wobei die jüngsten Teilnehmer 10 - 12, die ältesten über 70 Jahre alt sind.

Um Spitzenleistungen, wie die oben aufgeführten, zu vollbringen, muß an mindestens 5 Tagen in der Woche eine Trainingseinheit von ca. 2 Stunden absolviert werden.
Aber auch die Teilnehmer an Volksläufen trainieren in der Regel dreimal wöchentlich. Dabei werden sie meist nur angeleitet, wie sie sich in der Leistungsphase zu verhalten haben, um die gewünschte hohe Leistung zu erzielen. Über die Gestaltung der Erholungsphase können sie sich dagegen kaum informieren.
Von daher erscheint es notwendig, dieses Thema einmal auf dem gegenwärtigen Stand der wissenschaftlichen Erkenntnis zusammenfassend darzustellen.

Erholung bedeutet im physiologischen Sinne Bilanzausgleich.
Dabei laufen zahlreiche Mechanismen in geordneter Weise nacheinander ab und beeinflussen sich gegenseitig.
In Abb. 5 wurden zahlreiche Befunde, erhoben nach Körperarbeit,

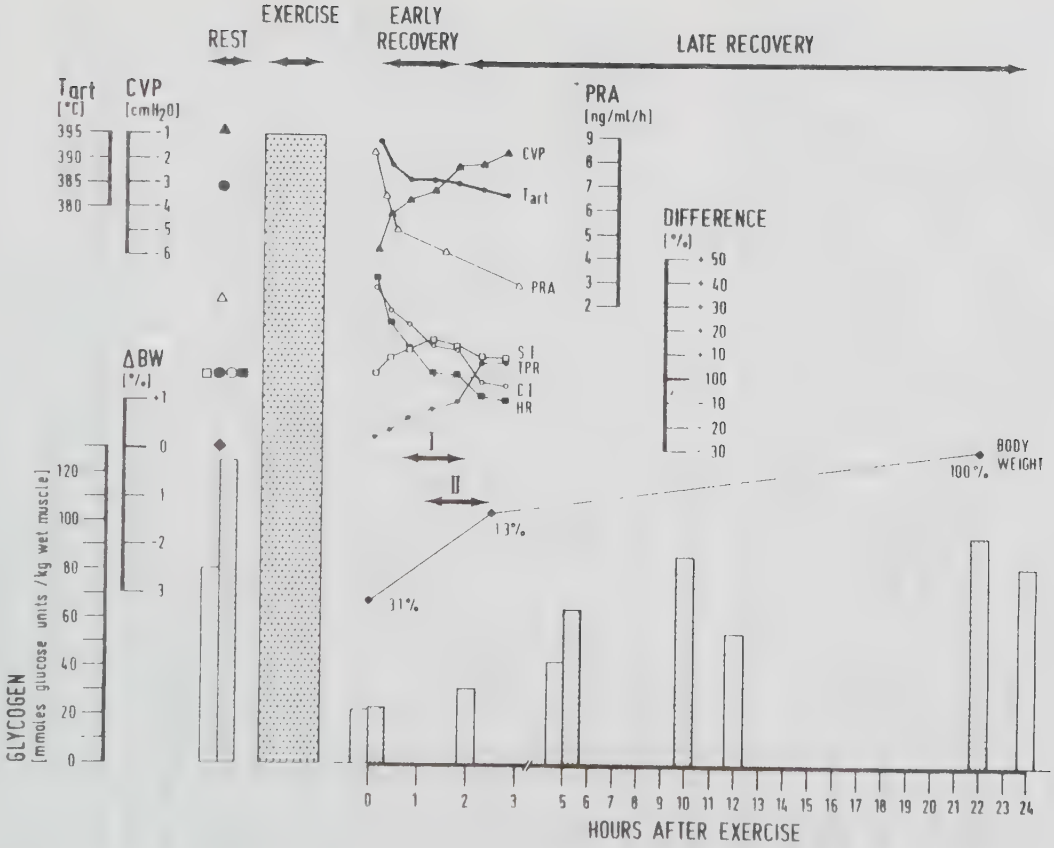

Abb. 5 (Legende s. nächste Seite)

Legende zu Abb. 5

Darstellung des zeitlichen Verlaufes über 24 Stunden von 11 verschiedenen Parametern in der Erholungsphase nach langdauernder Körperarbeit.

Links sind die Ruhe- bzw. Kontrollwerte eingetragen. Die grob gerasterte Säule symbolisiert die Arbeitsphase.

Rechts ist von oben nach unten der Verlauf der arteriellen Temperatur ($T_{art.}$),des zentralen Venendruckes (CVP) und der Plasmareninaktivität (PRA) eingetragen.
Darunter sind die Veränderungen des Hochdrucksystems aufgeführt. Eingetragen wurden die Abweichungen des Schlagindexes (S.I.), des totalen peripheren Widerstandes (TPR), des Herzindexes (C.I.) und der Herzfrequenz (HF) vom Ruhewert (= 100 %) (nach KIRSCH et al.; 48).

Die waagerechten Pfeile symbolisieren den Zeitraum, in dem 50 % des täglichen Flüssigkeitsbedarfes (I) bzw. 50 % des täglichen Kalorienbedarfes (II) aufgenommen werden (nach KIRSCH et al. ; 52).
Die darunter eingetragene Veränderung des Körpergewichtes in der Erholungsphase entstammt den gleichen Untersuchungen (52).

Ganz unten ist der Verlauf der Glykogenresynthese nach MACDOUGALL (helle Säulen) und nach PIEHL (kleingerasterte Säulen) eingetragen (65,71).
Beachte die hohe Syntheserate in den ersten Stunden nach Arbeitsende.

Nähere Erläuterungen s.Text.

dargestellt. Die in den Einzelheiten gut analysierten Teilaspekte sollen hier im Zusammenhang kommentiert werden. Es handelt sich um Befunde unserer Arbeitsgruppe sowie um Angaben aus der Literatur.

Im oberen Teil der Abbildung ist der zeitliche Verlauf der arteriellen Temperatur, des ZVD und der Plasmareninaktivität bis zur 180. Minute nach Arbeit eingetragen. Die Befunde stammen von wachen Hunden nach einer zweistündigen Laufleistung (48). 45 Minuten nach Arbeit ist die arterielle Temperatur noch deutlich erhöht, während der ZVD zu dieser Zeit stark erniedrigt ist. Die Temperatur kehrt erst nach 2 Stunden zum Kontrollwert zurück. Der ZVD liegt auch noch nach 180 Minuten um 0,8 cm H_2O unter dem Kontrollwert. Die Reninaktivität ist nach der Arbeit um ca. 400 % angestiegen. Sie fällt in den ersten 30 Minuten der Erholungsphase schnell ab und nähert sich danach langsam dem Kontrollwert.

Darunter sind die Veränderungen innerhalb des Hochdrucksystems bzw. deren prozentuale Abweichung vom Kontrollwert aufgetragen. Das HZV bleibt bis 2 Stunden nach Arbeitsende erhöht, wobei nur bis zur 45. Minute die Herzfrequenz für den Anstieg verantwortlich gemacht werden kann. Danach wird die HZV-Erhöhung vornehmlich durch eine Vergrößerung des Schlagvolumens getragen. Die häufig als Index für die Kreislauffunktion in der Erholungsphase verwendete Herzfrequenz sagt also relativ wenig aus, ja kann sogar irreführend sein. Auch diese Befunde wurden an wachen trainierten Hunden (48) erarbeitet.

Darunter sind symbolisiert durch zwei waagerechte Balken die Zeitspannen eingetragen, in denen Ausdauertrainierte ca. 50 % des täglichen Flüssigkeits- bzw. Kalorienbedarfs zu sich nahmen.

Die Flüssigkeitsaufnahme beginnt schon kurz nach Arbeitsende, während die Nahrungsaufnahme erst zu einem späteren Zeitpunkt einsetzt.

Die darunter verlaufende Kurve zeigt die Körpergewichtszunahme im Verlauf der Erholungsphase an.
Nach der Arbeit liegt das Körpergewicht um 3,1 % unter dem Kontrollwert. Nach der Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme verbleibt immer noch ein Defizit von 1,3 % , das erst über den gesamten Verlauf der Erholungsphase gedeckt wird. Diese Beobachtungen wurden an ausdauertrainierten Athleten gemacht, deren Ernährungsgewohnheiten über 4 - 5 Tage in der Woche studiert wurden und die sich im Training für die deutsche Marathonmeisterschaft befanden (52).

Ganz unten ist der Verlauf der Glykogenresynthese nach MACDOUGALL (leere Säulen) und nach PIEHL (kleingerasterte Säulen) eingetragen (65,71). Bei MACDOUGALL wird die Glykogenkonzentration vor der Arbeit nach 24 Stunden wiedererreicht. Bei PIEHL sind zu diesem Zeitpunkt erst 76 % resynthetisiert (der Kontrollwert wurde hier erst nach 46 Stunden wiedererreicht. Dies ist in der Abbildung nicht mehr erfaßt). Entscheidend war, daß in beiden Studien bereits nach 5 Stunden über 50 % des Ausgangswertes des Glykogen resynthetisiert waren. Das weist darauf hin, daß es sich bei diesem Zeitraum um die entscheidende Phase der Erholung handelt.

Nach dieser Beschreibung der Erholungsphase sollen im folgenden die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Parametern hergestellt werden.
Offensichtlich steht die FRÜHE ERHOLUNGSPHASE vorwiegend im

Zeichen der Temperaturregulation.Der Verlauf der arteriellen Temperatur wurde deshalb in Abb. 5 hervorgehoben.
Man könnte diese Phase auch als Abklingphase bezeichnen.
Der zeitliche Zusammenhang eines bei unverändertem intravasalen Füllungsvolumen erniedrigten ZVD mit einem erhöhten HZV und einem erniedrigten TPR deutet darauf hin, daß der Organismus versucht, die konvektive Wärmeabgabe durch eine Volumenverlagerung von zentralen zu peripheren Gefäßabschnitten hin zu steigern, um so die Kerntemperatur zu senken. Es nimmt daher nicht wunder, daß die Veränderungen von ZVD, HZV, HF und TPR sich sehr gut mit denen der Körpertemperatur korrelieren lassen (48).
ROWELL konnte entsprechende Zusammenhänge auch am wachen Menschen nachweisen (84).
Nach der Regulation der Temperatur wird in der FRÜHEN ERHOLUNGS-PHASE auch die O_2-Schuld abgetragen. Daß dies nebeneinander bewerkstelligt werden kann, liegt sicher an dem erhöhten HZV. Auch bei ROWELL (84) war dies durch ein hohes Schlagvolumen bedingt.
Darüber hinaus konnte ROWELL zeigen, daß es zu diesem Zeitpunkt zu einer Widerstandserhöhung in Splanchnicusgebiet und in der Niere kommt (83). Daraus kann man ableiten, daß das erhöhte HZV vorwiegend der Haut und der Muskulatur zugute kommt.

Allerdings läßt der insgesamt erniedrigte TPR eine verminderte orthostatische Toleranz befürchten. Sie wurde in der Tat bei Ausdauerathleten nach Beendigung der Körperarbeit gefunden (1,50,83).
Zum anderen könnte in der langanhaltenden Senkung des TPR auch eine therapeutisch wünschenswerte Folge der Bewegungstherapie

zu sehen sein, da hierdurch eine Ökonomisierung der Herztätigkeit ermöglicht wird.
Hiervon profitiert in erster Linie der Volksläufer, der gewöhnlich im fortgeschrittenen Alter Sport betreibt zur Prävention von Herz-Kreislauferkrankungen.

Aus Abb. 5 ist zu ersehen, daß kurz nach Arbeitsende eine beträchtliche Flüssigkeitsaufnahme erfolgt, die durch ein starkes Durstgefühl zu diesem Zeitpunkt induziert wird.
Die erhebliche Erhöhung der Reninaktivität (26) und der erniedrigte ZVD (s. oberer Teil von Abb. 5) könnte dieses Durstgefühl ausgelöst haben.
Der Athlet hat also bewußt sein Flüssigkeitsdefizit wahrgenommen, das er durch " Primäres Trinken " (FITZSIMONS, 26) schon in der FRÜHEN ERHOLUNGSPHASE auszugleichen sucht.

Im Hinblick auf die sportmedizinische Praxis muß darauf hingewiesen werden, daß zwar so frühzeitig mit dem Ausgleich der Flüssigkeitsbilanz begonnen werden kann, daß aber vor dem Trinken eiskalter oder hypertoner Flüssigkeiten gewarnt werden muß, da es hierdurch zu PV-Verlusten in den Gastrointestinaltrakt mit entsprechend negativen Konsequenzen für den Kreislauf kommen kann. Zudem bewirkt die lange Verweildauer solcher Lösungen im Gastrointestinaltrakt ein Gefühl der Sättigung (" Scheinsättigung "), das einem weiteren schnellen Bilanzausgleich im Wege steht (22).

Selbst bei Berücksichtigung dieser Zusammenhänge kann aber durch das " Primäre Trinken " der aufgetretene Flüssigkeitsverlust nicht vollständig gedeckt werden.

Das bestehende Defizit drückt sich darin aus, daß das Körpergewicht nach der Flüssigkeits- und selbst nach der ersten Nahrungsaufnahme immer noch um 1,3 % vermindert ist.

Die defizitäre Nahrungs- bzw. Energiebilanz kann offensichtlich zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgeglichen werden.
Ob die erhöhte Kerntemperatur allein hemmend auf das hypothalamische Hungerzentrum wirkt (MAYER et al., 66 ; ANDERSSON, 4) und so eine Nahrungsaufnahme verhindert, müßte noch geklärt werden.
Einer optimalen Resorption zu einem frühen Zeitpunkt zugeführter Nahrung steht zumindest die oben erwähnte Widerstandserhöhung im Splanchnicusgebiet im Wege.

Derartige Befunde belegen, daß ein gleichzeitiger und vollständiger Bilanzausgleich aller von der Norm abgewichenen Systeme nicht möglich ist. Sie begründen unser Verfahren, die Erholungsphase in eine frühe und späte Phase einzuteilen.
Die FRÜHE ERHOLUNGSPHASE, die wir etwa in den ersten 120 Minuten nach Arbeit ansetzen (s. Abb. 5 oben), leitet über in die SPÄTE ERHOLUNGSPHASE.
Ihre Problematik wird nachfolgend behandelt.

Die Ausdauerleistungsfähigkeit ist mit dem Muskelglykogengehalt vor der Arbeit korreliert. Mit dem Abbau der Glykogenspeicher nimmt die Erschöpfung zu (3,10,34,39,73). Nach Beendigung der Arbeit sind die Glykogenspeicher fast vollständig entleert, ebenso hat das mit dem Glykogen gespeicherte Wasser die Zelle verlassen.
Nach der frühen Flüssigkeits- und Nahrungsaufnahme müßten jetzt

günstige Bedingungen für eine Resynthese in der Zelle vorliegen, vorausgesetzt die Nahrungsstoffe werden transportiert. Das erhöhte HZV macht dies wahrscheinlich.

Im Lichte dieser Befunde muß die Glykogenresynthese als eine wesentliche Komponente des Erholungsprozesses angesehen werden. Zahlreiche Autoren haben mit Hilfe der Biopsiemethode den zeitlichen Verlauf der Resynthese untersucht (11,18,65,71,102). Aus diesen Arbeiten sollen zwei Befunde hervorgehoben werden :

1. Die Resynthese verläuft über einen Zeitraum von mehreren Stunden.
2. Die höchste Syntheserate wird in den ersten Stunden nach Arbeit gefunden (s. Abb. 5, Säulendiagramme).

TERJUNG registrierte in Versuchen an Ratten die bei weitem höchste Syntheserate zwischen der 30. und 60. Minute nach Arbeit (102). In den an Sportlern vorgenommenen Untersuchungen von PIEHL (71) und MACDOUGALL (65), deren Ergebnisse in Abb. 5 festgehalten sind, waren nach 5 Stunden bereits 50 % des Muskelglykogengehaltes vor der Arbeit resynthetisiert. Danach war die Syntheserate deutlich geringer, so daß die Ausgangsglykogenkonzentrationen erst nach 24 bzw. 46 Stunden erreicht wurden.

Diese unter kontrollierten experimentellen Bedingungen auf zellulärer Ebene erhobenen Befunde stimmen gut mit den Ergebnissen einer Studie über die Ernährungsgewohnheiten von Ausdauerathleten überein (52).
Hier nahmen die Sportler über 50 % ihres kalorischen Tagesbedarfes 60 - 150 Minuten nach Beendigung des Trainings zu sich (s.Abb. 5). Dies zeigt, daß die zentrale Steuerung der Essensaufnahme gut auf

die Bedingungen auf zellulärer Ebene abgestimmt ist.

Es war naheliegend, die günstigen Synthesebedingungen zu Beginn der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE als Ausdruck spezifischer Enzym- bzw. Hormonmuster zu deuten.
Von mehreren die Glykogensynthese beeinflussenden Faktoren ist bekannt, daß sie sowohl kurzfristig durch eine einzelne Arbeitsleistung als auch langfristig durch kontinuierliches Training verändert werden.

Während körperlicher Arbeit ist die Permeabilität der Muskelzelle für Glukose herabgesetzt (41,74). Dadurch steht die Blutglukose, die aus den Glykogendepots der Leber nachgespeist wird, als Energiequelle für das Gehirn zur Verfügung (5b).
Nach Beendigung der Arbeit steigt die Permeabilität wieder an (34,37,41) durch einen Anstieg der Insulinkonzentration im Blut (41).
Enzyme, wie die Hexokinase und die Glykogensynthetase, zeigen einen Aktivitätsanstieg sowohl als Antwort auf eine einzelne Belastung (18,59) als auch sehr ausgeprägt durch regelmäßiges Training (8,44,59).
HULTMAN hat einen in der Muskelzelle lokalisierten " Glykogen-Enhancing-Factor " postuliert, der nach Arbeit wirksam wird und sogar zu einer " Superkompensation ", also einer Steigerung des Muskelglykogengehaltes über den Ausgangswert hinaus, führen soll (39).

Diese Befunde können die hohe Syntheserate nach Arbeit erklären. Auch die schnelle Erholungsfähigkeit, die den Trainierten auszeichnet, wird durch die langfristigen Veränderungen der einzelnen

Enzyme und Hormone verständlich.
In diesem Sinne ist der eingangs geäußerte Satz zu verstehen, daß der Trainierte das Wechchselspiel zwischen Arbeit und Erholung beherrscht.

Als weitere Aufgabe muß in der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE der Ausgleich der Flüssigkeitsbilanz bewerkstelligt werden.
Das nach dem " Primären Trinken " verbliebene Defizit wird schrittweise im Verlauf der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE ausgeglichen, wobei ein vollständiger Bilanzausgleich erst 1 - 2 Stunden vor der nächsten Trainingseinheit hergestellt wird (52).
Dabei gehen der Ausgleich der Nahrungs- und der Flüssigkeitsbilanz Hand in Hand. Allerdings sind bei Ausdauersportlern Essen und Trinken nur zu 50 % synchronisiert, bei Nichtsportlern dagegen zu 70 % (52).
Der durch das Training aufgetretene Flüssigkeitsverlust zwingt also den Sportler häufig zwischen den Mahlzeiten zu trinken.

Die unterschiedlichen Essens- und Trinkgewohnheiten gilt es bei der Beratung der Sportler zu berücksichtigen.
Wird nämlich dieser Rhythmus der Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme durch äußere Umstände gestört, insbesondere in den ersten Stunden nach Arbeitsende, kann es leicht zu einem verzögerten Bilanzausgleich kommen.
Eine Leistungseinbuße wäre unweigerlich die Folge.

Die in der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE noch bestehenden geringen Flüssigkeitsdefizite werden im Gegensatz zu denen in der FRÜHEN ERHOLUNGSPHASE nicht wahrgenommen.
ADOLPH verwendet hierfür den Begriff der " Freiwilligen Dehydratation " (1).

Diese Defizite können nur durch ein häufiges Angebot ausgeglichen werden, von dem der Athlet " im Vorbeigehen " Gebrauch macht. Es ist die Aufgabe der Trainer für dieses Angebot zu sorgen.

Letzteres lenkt die Aufmerksamkeit noch einmal auf die durstauslösenden Mechanismen.
Für die FRÜHE ERHOLUNGSPHASE wurde in diesem Zusammenhang schon auf das Renin-Angiotensin-System, das durch direkten Angriff am hypothalamischen Durstzentrum durstauslösend wirkt (26), sowie auf den erniedrigten ZVD hingewiesen, die das Trinkverhalten zuverlässig steuern.
In der SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE zeigt am ehesten der ZVD das verbliebene Defizit an. Dies geht aus einer Studie hervor, die die Wertigkeit des Renin-Angiotensin-Systems, des ZVD und der Plasmaosmolalität bei der Durstauslösung in der FRÜHEN und SPÄTEN ERHOLUNGSPHASE miteinander vergleicht (52).
Dabei zeigte sich auch, daß die Höhe der Plasmaosmolalität nur sehr unzuverlässig die Situation im Flüssigkeitshaushalt wiedergibt, was möglicherweise aus der Tatsache verständlich wird, daß es im Anschluß an Körperarbeit zu verschiedenen, schwer überschaubaren Umkompartimentierungen zwischen dem extra- und dem intrazellulären Raum kommt.

Es sollte mit dieser Darstellung neben der Information für den beratenden Arzt der Hochleistungssportler auch in dem in der Allgemeinmedizinischen Praxis tätigen Arzt das Bewußtsein für die Problematik der Erholungsphase geweckt werden, so daß er beratend bei ihrer Gestaltung mitwirken kann.
Es kann angenommen werden, daß ein richtiges, d.h. physiologisches Verhalten in der Erholungsphase nicht nur die Leistung steigert,

sondern auch das Verletzungsrisiko vermindert und die Freude an der körperlichen Betätigung erhöht.

ZUSAMMENFASSUNG

An sieben wachen weiblichen Hunden wurde der Einfluß von Dehydratation durch körperliche Arbeit bei kühler Umgebungstemperatur (16 °C) auf das intravasale und das extrazelluläre Volumen studiert.

Nach einer Ausdauerleistung, die einen Verlust von mindestens 3 % des Körpergewichtes zur Folge hatte, wurde das Plasmavolumen mit J^{125}-Humanalbumin und das Extrazellulärvolumen mit $Na_2S^{35}O_4$ bestimmt.

Weiterhin wurde während der Leistung und bis zur 180. Minute der Erholungsphase der Verlauf der Natrium-, Chlorid-, Kalium- und Glukosekonzentrationen verfolgt.

Folgende Ergebnisse wurden erzielt:

1. Trotz einer Körpergewichtsabnahme von 600 - 700 Gramm nahm das Extrazellulärvolumen nur geringfügig ab.
   Da das Plasmavolumen annähernd konstant blieb, gingen die extrazellulären Flüssigkeitsverluste fast ausschließlich auf Kosten des interstitiellen Flüssigkeitsvolumens.
   Lediglich bei einem Tier wurde eine stärkere Abnahme des Extrazellulärvolumens um 8,9% und des Plasmavolumens um 9,9 % gemessen.
2. Während der Arbeit stiegen die Natrium- und Chloridkonzentrationen im Serum an (Na von 151 auf 156 mmol/l ; Cl von 113 auf 120 mmol/l).
   Die mit Hilfe der Natriumkonzentrationen - unter der Voraussetzung eines konstanten Na-Gehalts des extrazellulären Raumes - durchgeführte Berechnung des Extrazellulärvolumens ergab eine

Abnahme von 100 - 180 ml im Vergleich zum Kontrollwert. Die Kaliumkonzentration zeigte über die gesamte Meßperiode eine Abhängigkeit von der Glukosekonzentration ($r = 0,54$; $p < 0,01$). In der Erholungsphase ergab sich auch eine Korrelation mit der arteriellen Temperatur, wobei der Abfall der arteriellen Temperatur mit der Normalisierung des Säure-Base-Haushaltes einhergeht ($r = - 0,63$; $p < 0,01$).

Die Konstanz des Plasmavolumens trotz hoher Flüssigkeitsverluste weist auf eine wirksame Kontrolle des intravasalen Volumens hin. Das unverminderte intravasale Füllungsvolumen seinerseits ist Voraussetzung für ein adäquates Herzzeitvolumen in der Erholungsphase, das für einen schnellen Bilanzausgleich erforderlich ist.

Auf der Basis eigener und der Literatur entnommener Befunde wurde die Physiologie der Erholungsphase im Zusammenhang dargestellt und diskutiert.

LITERATURVERZEICHNIS

1. Adolph,E.F., and associates: Physiology of man in desert. Interscience Publishers Inc.,New York (1947)

2. Ahlborg,B.: Capacity for prolonged exercise in man. Försvarsmedicin 3, Suppl. 1 (1967)

3. Ahlborg,B., J.Bergström, L.G.Ekelund, and E.Hultman: Muscle glycogen and muscle electrolytes during prolonged physical exercise. Acta physiol. scand. 70: 129 (1967)

4. Andersson,B.: The thirst mechanism as a link in the regulation of the "Milieu Intérieur". In: Les Concepts de Claude Bernard sur le Milieu Intérieur , pg. 13, Masson et Cie, Paris (1967)

5. Astrand,P.-O., and K.Rodahl: Textbook of work physiology. McGraw-Hill Book Company, New York, St.Louis, San Francisco, London, Sidney, Toronto, Mexico, Panama (1970)

5a. ebd.: pg. 518

5b. ebd.: pg. 459 ff

6. Astrand,P.-O., and B.Saltin: Plasma and red cell volume after prolonged severe exercise. J. appl. Physiol. 19: 829 (1964)

7. Barcroft,J.: Die Stellung der Milz im Kreislaufsystem. Erg. Physiol. 25: 818 (1926)

8. Barnard,R.J., and J.B.Peter: Effect of training and exhaustion on hexokinase activity of skeletal muscle. J. appl. Physiol. 27: 691 (1969)

9. Bergström,J., G.Guarnieri, and E.Hultman: Carbohydrate metabolism and electrolyte changes in human muscle tissue during heavy work. J. appl. Physiol. 30: 122 (1971)

10. Bergström,J., L.Hermansen, E.Hultman, and B.Saltin: Diet, muscle glycogen and physical performance. Acta physiol. scand. 71: 140 (1967)

11. Bergström,J., and E.Hultman: Muscle glycogen synthesis after exercise: an enhancing factor localized to muscle cells in man. Nature 210: 309 (1966)

12. Bevegard,B.S. and J.T.Shepherd: Changes in tone of limb veins during supine exercise. J. appl. Physiol. 20: 1 (1965)

13. Bittner,D. and M.McCleary: The cupric-phenathroline chelat in the determination of monosaccharides in whole blood. Amer.J.clin.Path. 40: 423 (1963)

14. Bridge,E.M. and E.M.Bridges: The relation of glycogen to water storage in the liver. J. Biol. Chem. 93: 381 (1931)

15. Calkins,E., J.M.Taylor, and A.B.Hastings: Potassium exchange in the isolated rat diaphragm: Effect of anoxia and cold. Amer. J. Physiol. 177: 211 (1954)

16. Castenfors,J., F.Mossfeldt, and M.Piscator: Effect of prolonged heavy exercise on renal function and urinary protein excretion. Acta physiol. scand. 70: 194 (1967)

17. Christensen,E.H. and O.Hansen: Zur Methodik der Respiratorischen Quotient-Bestimmungen in Ruhe und Arbeit. Skand. Arch. Physiol. 81: 152 (1939)

18. Conlee,R.K. and C.M.Tipton: Cardiac glycogen repletion after exercise: influence of synthase and glucose-6-phosphate. J. appl. Physiol. 42: 240 (1977)

19. Costill,D.L., R.Coté, and W.Fink: Muscle water and electrolytes following varied levels of dehydration in man. J. appl. Physiol. 40: 6 (1976)

20. Costill,D.L. and W.J.Fink: Plasma volume changes following exercise and thermal dehydration. J. appl. Physiol. 37: 521 (1974)

21. Cullumbine,H. and A.C.E.Koch: The changes in plasma and tissue fluid volume following exercise. Quart. J. exp. Physiol. 35: 39 (1949)

22. Davis,J.D., B.J.Collins, and M.W.Levine: Peripheral control of drinking: gastrointestinal filling as a negative feedback signal, a theoretical and experimental analysis. J. comp. physiol. Psychol. 89: 985 (1975)

23. Ekelund,L.G.: Circulatory and respiratory adaption during prolonged exercise of moderate intensity in the sitting position. Acta physiol. scand. 69: 327 (1967)

24. Fenn,W.O.: Electrolytes in muscle. Physiol. Rev. 16: 450 (1936)

25. Fenn,W.O.: The deposition of potassium and phosphate with glycogen in rat livers. J. Biol. Chem. 128: 297 (1939)

26. Fitzsimons,J.T.: Thirst. Physiol. Rev. 52: 468 (1972)

27. Flandrois,R., J.R.Lacour, and H.Osman: Control of breathing in the exercising dog. Respirat. Physiol. 13: 361 (1971)

28. Garina,J.A. and V.G.Shalyapina: The effect of corticosterone administration on sodium/potassium ratio in the extra- and intracellular space of skeletal muscle in rats. Probl. Endocrinol. 15: 93 (1967)

29. Gauer,O.H. and J.P.Henry: Neurohormonal control of plasma volume. Int. Rev. Physiol. 9: 145 (1976)

30. Gilligan,D.R., M.D.Altschule, and E.M.Katersky: Physiological intravascular hemolysis of exercise. Hemoglobinemia and hemoglobinuria following crosscountry runs. J. clin. Invest. 22: 859 (1943)

31. Hales,J.R.S.: Physiological responses to heat. In: Environmental Physiology, ed. by D.Robertshaw. London: Butterworth, pg. 107 (1974)

32. Hanke,D., M.Schlepper, K.Westermann und E.Witzler: Venentonus, Haut- und Muskeldurchblutung an Unterarm und Hand bei Beinarbeit. Arch. Ges. Physiol. 39: 925 (1975)

33. Harrison,M.-H., R.J.Edwards, and D.R.Leitch: Effect of exercise and thermal stress on plasma volume. J. appl. Physiol. 39: 925 (1975)

34. Hermansen,L., E.Hultman, and B.Saltin: Muscle glycogen during prolonged severe exercise. Acta physiol. scand. 71: 129 (1967)

35. Hill,A.V.: Muscular activity. Baltimore (1925 a)

36. Hollmann,W. und Th.Hettinger: Sportmedizin - Arbeits- und Trainingsgrundlagen. F.K.Schattauer Verlag, Stuttgart - New York (1976)

37. Holloszy,J.O. and H.T.Narahara: Enhanced permeability to sugar associated with muscle contraction: studies of the role of Ca^{++}. J. gen. Physiol. 50: 551 (1965)

38. Hrynyschyn,K.: Der zentrale Kreislauf, der Salz-Wasser-Haushalt und die Plasma-Renin-Aktivität in der Erholungsphase nach langdauernder Körperarbeit. Inaugural-Dissertation, Freie Universität Berlin (1976)

39. Hultman,E.: Physiological role of muscle glycogen in man, with special reference to exercise. Circ. Res. Suppl. 1 to Vols. 20 and 21,1 (1967)

40. Hultman,E. and J.Bergström: Plasma potassium determination. Scand. J. clin. Lab. Invest. 14. Suppl. 64: 87 (1962)

41. Hunter,W.M. and M.Y.Sukkar: Changes in plasma insulin levels during muscular exercise. J. Physiol. (London) 196: 110 P (1968)

42. Jacobsson,S. and J.Kjelmer: Accumulation of fluid in exercising skeletal muscle. Acta physiol. scand. 60: 286 (1964)

43. Jährhult,J.: Osmotic fluid transfer from tissue to blood during hemorrhagic hypotension. Acta physiol. scand. 89: 213 (1973)

44. Jeffress,R.N., J.B.Peter, and D.R.Lamb: Effects of exercise on glycogen synthetase in red and white skeletal muscle. Life Sci. 7: 957 (1968)

45. Kaltreider,N.L. and G.B.Meenly: The effect of exercise on the volume of blood. J. clin. Invest. 19: 627 (1940)

46. Karlsson,J.: Lactate and phosphagen concentrations in working muscle of man. Acta physiol. scand. 81: Suppl. 358 (1971)

47. Kilburn,K.H.: Muscular origin of elevated plasma potassium during exercise. J. appl. Physiol. 21: 675 (1966)

48. Kirsch,K., K.Hrynyschyn, H.v.Ameln, L.Röcker,and H.J.Wicke: Extracellular fluid volume and central circulation after long lasting exercise and dehydration in conscious dogs. Pflügers Arch. 368: 209 (1977)

49. Kirsch,K., G.Kober und P.Eckert: Das Blutvolumen und die Blutvolumenverteilung vor und nach körperlicher Arbeit. Z. Kreisl. Forsch. 57: 969 (1968)

50. Kirsch,K., W.-D.Risch, U.Mund, L.Röcker, and H.Stoboy: Low pressure system and blood volume regulating hormones after prolonged exercise. From H.Howald and J.R.Poortmans (ed.): Metabolic adaption to prolonged physical exercise. Birkhäuser Verlag, Basel (1975)

51. Kirsch,K., G.Schultze, L.Röcker, U.Bierbaum, and P.Eckert: The effect of exercise and dehydration on plasma volume and central venous pressure. Zschr. f. Kardiol. 1: 49 (1973)

52. Kirsch,K. and H.J.Wicke: Body fluid control mechanisms during successive days of prolonged endurance exercise. Pflügers Arch. Suppl. to Vol. 362: 88 (1976)

53. Kjellmer,J.: The effect of exercise on the vascular bed of skeletal muscle. Acta physiol. scand. 62: 18 (1964)

54. Kjellmer,J.: Studies on exercise hyperemia. Acta physiol. scand. 64, Suppl. 244: 1 (1965)

55. Korge,P. and A.Viru: Water and electrolyte metabolism in skeletal muscle of exercising rats. J. appl. Physiol. 31: 1 (1971)

56. Korge,P. and A.Viru: Water and electrolyte metabolism in myocardium of exercising rats. J. appl. Physiol. 31: 5 (1971)

57. Kozlowski,S. and B.Saltin: Effect of sweat loss on body fluids. J. appl. Physiol. 19: 1119 (1964)

58. Ladell,W.S.S.: The effects of water and salt intake upon the performance of men working in hot and humid environments. J. Physiol. 127: 11 (1955)

58. Lamb,D.R., J.B.Peter, R.N.Jeffress, and H.A.Wallace: Glycogen, hexokinase, and glycogen synthetase adaptions to exercise. Amer. J. Physiol. 217: 1628 (1969)

60. Landis,E.M. and J.R.Pappenheimer: Exchange of substances through the capillary walls. In: Handbook of Physiology, Section 2: Circulation II, 961 (1963)

61. DeLanne,R., J.R.Barnes, and L.Brouha: Changes in osmotic pressure in ionic concentrations of plasma during muscular work and recovery. J. appl. Physiol. 14: 804 (1959)

62. Libertus,H.: Die Flüssigkeitskompartimente nach verschiedenen Dehydrierungsmodellen. Eine Langzeitstudie an wachen Hunden. Inaugural-Dissertation, Freie Universität Berlin (1977)

63. Lundvall,J.: Tissue hyperosmolality as a mediator of vasodilatation and transcapillary fluid flux in exercising skeletal muscle. Acta physiol. scand. 86: Suppl. 379 (1972)

64. Lundvall,J., S.Mellander, H.Westling, and T.White: Fluid transfer between blood and tissue during exercise. Acta physiol. scand. 85: 258 (1972)

65. MacDougall,J.D., G.R.Ward, D.G.Sale, and J.R.Sutton: Muscle glycogen repletion after high-intensity intermittent exercise. J. appl. Physiol. 42: 129 (1977)

66. Mayer,J. and D.W.Thomas: Regulation of food intake and obesity. Science 156: 328 (1967)

67. Miller,H.C. and D.C.Darrow: Relation of serum and muscle electrolyte particulary potassium to voluntary exercise. Amer. J. Physiol. 132: 801 (1941)

68. Moore,F.D.: Volume and tonicity in body water. Surg. Gynec. Obstet. 144: 276 (1962)

69. Novosadova,J.: The changes in hematocrit, hemoglobin, plasma volume and proteins during and after different types of exercise. Europ. J. appl. Physiol. 36: 223 (1977)

70. Olsson,K.-E. and B.Saltin: Variations in total body water with muscle glycogen changes in man. Acta physiol. scand. 80: 11 (1970)

71. Piehl,K.: Time course for refilling of glycogen stores in human muscle fibres following exercise-induced glycogen depletion. Acta physiol. scand. 90: 297 (1974)

72. Pitts,G.C., R.E.Johnson, and F.C.Consolazio: Work in the heat as affected by intake of water, salt and glucose. Amer. J. Physiol. 142: 253 (1944)

73. Pruett,E.D.R.: Glucose and insulin during prolonged work stress in men living on different diets. J. appl. Physiol. 28: 199 (1970)

74. Pruett,E.D.R.: Plasma insulin concentrations during prolonged work near maximal oxygen uptake. J. appl. Physiol. 29: 155 (1970)

75. Puckett,H.L. and F.A.Wiley: The relation of glycogen to water storage in the liver. J. J. Biol. Chem. 93: 181 (1931)

76. Pugh,L.G.C.E.: Blood volume changes in outdoor exercise of 8 - 10 hours duration. J. Physiol. 200: 345 (1969)

77. Pugh,L.G.C.E., J.L.Corbett, and R.H.Johnson: Rectal temperatures, weight losses, and sweat rates in marathon running. J. appl. Physiol. 23: 347 (1967)

78. Refsum,H.E., B.Tveit, H.D.Meen, and S.B.Strömme: Serum electrolyte, fluid and acid-base balance after prolonged heavy exercise at low environmental temperature. Scand. J. clin. Lab. Invest. 32: 117 (1973)

79. Robinson,S.: Temperature regulation in exercise. Pediatrics 32: 691 (1967)

80. Robinson,S. and A.H.Robinson: Chemical composition of sweat. Physiol. Rev. 34: 202 (1954)

81. Röcker,L., K.Kirsch, H.J.Wicke, and H.Stoboy: Role of proteins in the regulation of plasma volume during heat stress and exercise. Isr. J. Med. Sci. 12: 840 (1976)

82. Rougier,G. et J.P.Babin: Influence des activités physiques sur les electrolytes urinaires. Path. et Biol. 18: 203 (1970)

83. Rowell,L.B.: Human cardiovascular adjustments to exercise and thermal stress. Physiol. Rev. 54: 75 (1974)

84. Rowell,L.B., G.L.Brengelman, and J.A.Murray: Cardiovascular responses to sustained high skin temperature in resting man. J. appl. Physiol. 27: 673 (1969)

85. Ryan,E.J., L.R.Pascal, T.Inoye, and L.Bernstein: Experiences with radiosulfate in the estimation of physiologic extracellular water in healthy and abnormal man. J. clin. Invest. 35: 1119 (1956)

86. Saltin,B.: Aerobic work capacity and circulation at exercise in man. Acta physiol. scand. 62: (Suppl. 230), (1964)

87. Saltin,B. and J.Stenberg: Circulatory response to prolonged severe exercise. J. appl. Physiol. 19: 833 (1964)

88. Scatchard,G., A.C.Batchelder, and A.Brown: Chemical, clinical, and immunological studies on the product of human plasma fractionation. 6.: The osmotic pressure of plasma and serum albumin. J. clin. Invest. 23: 450 (1944)

89. Schmidt-Nielsen,K.: Animal Physiology - Adaption and Environment. pg. 340. Cambridge University Press (1975)

90. Schneider,K.W., R.Rost und W.Gattenlöhner: Kreislauffunktion beim Sportler. F.K.Schattauer Verlag, Stuttgart (1970)

91. Senay,L.C.: Changes of plasma volume and protein content during exposure of working men to various temperatures before and after acclimatization to heat: seperation of the roles of cutaneous and skeletal muscle circulation. J. Physiol. (London) 224: 61 (1972)

92. Senay,L.C.: Movement of water, protein and crystalloids between vascular and extravascular compartments in heat-exposed men during dehydration and following limited relief of dehydration. J. Physiol. (London) 210: 617 (1970)

93. Senay,L.C.,Jr. and M.L.Christensen: Changes in blood plasma during progressive dehydration. J. appl. Physiol. 20: 1136 (1965)

94. Shires,T., J.Williams, and F.Brown: Simultaneous measurement of plasma volume, extracellular fluid volume and red blood cell mass in man, utilizing J-131, S-35 O_4, and Cr-51. J. Lab. clin. Med. 55: 776 (1960)

95. Sheggs,L.T.,Jr. and H.Hochstrasser: Multiple automatic sequential analysis. Clin. Chem. 10: 918 (1964)

96. Sréter,F.A.: Distribution of water, sodium, and potassium in resting and stimulated mammalian muscle. Canad. J. Biochem. Physiol. 41: 1035 (1963)

97. Sréter,F.A. and S.M.Friedman: The effect of muscular exercise on plasma sodium and potassium in the rat. Canad. J. Biochem. Physiol. 36: 333 (1958)

98. Sréter,F.A. and S.M.Friedman: Sodium, potassium, and lactic acid after muscular exercise in the rat. Canad. J. Biochem. Physiol. 36: 1193 (1958)

99. Starling,E.H.: On the absorption of fluids from the connective tissue spaces. J. Physiol. (London) 19: 312 (1896)

100. Swan,R.C., H.Madisson, and R.F.Pitts: Measurement of extracellular fluid volume in nephrectomized dogs. J. clin. Invest. 33: 1447 (1954)

101. Taylor,C.R., K.Schmidt-Nielsen, and J.L.Raab: Scaling of the energetic cost of running to body size in mammals. Amer. J. Physiol. 219: 1104 (1970)

102. Terjung,R.L., K.M.Baldwin, W.W.Winder, and J.O.Holloszy: Glycogen repletion in different types of muscle and in liver after exhausting exercise. Amer. J. Physiol. 226: 1387 (1974)

103. Uehlinger,A. und A.Bühlmann: Das Verhalten des Blutvolumens während kurzfristiger körperlicher Arbeit. Cardiologica 38: 357 (1961)

104. Wagner,J.A., S.M.Horvath, and Th.E.Dahms: Cardiovascular, respiratory, and metabolic adjustments to exercise in dogs. J. appl. Physiol. 42: 403 (1977)

105. Walser,M.: Volume of distribution of radiosulfate as a measure of the extracellular fluid. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 79: 372 (1952)

106. Weis-Fogh,T.: Metabolism and weight economy in migrating animals, particularly birds and insects. In: G.Blix (ed.): Nutrition and Physical Activity. pg. 84, Almquist and Wiksell, Uppsala (1967)

107. Wyndham,C.H.: Effect of acclimatization on the sweat rate/ rectal temperature relationship. J. appl. Physiol. 22: 27 (1967)

108. Young,D.R., R.Mosher, P.Erve, and H.Spector: Body temperature and heat exchange during treadmill running in dogs. J. appl. Physiol. 14: 839 (1959)

Herrn Prof. Dr. K.A. Kirsch, der mich zu dieser Arbeit anregte, bin ich zu großem Dank verpflichtet für seine großzügige ideelle und materielle Unterstützung.

Mein besonderer Dank gilt auch Frau H. Vorthaler, die die Zeichnungen anfertigte, das Manuskript besorgte und mir bei der Lösung vieler kleiner Detailprobleme eine große Hilfe war.

Herrn H.J. Wicke danke ich für wertvolle Hilfestellungen bei methodischen und statistischen Problemen.

LEBENSLAUF

Ich wurde am 28. September 1949 als Sohn der Eheleute Wilhelm und Renate von Ameln, geborene Wohlgethan, in Berlin geboren.

Von 1956 bis 1960 besuchte ich die 7. Grundschule in Berlin-Steglitz und wechselte danach auf das Gymnasium Steglitz, wo ich 1970 das Abitur bestand.

Im gleichen Jahr begann ich an der Freien Universität Berlin das Studium der Humanmedizin. An dieser Universität legte ich im SS 1971 die naturwissenschaftliche, im WS 1972/73 die ärztliche Vorprüfung und im Februar 1977 die ärztliche Prüfung ab.
Seit dem 1. April 1977 arbeite ich am Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin als Medizinalassistent.

Die vorliegende Arbeit wurde im WS 1973/74 unter der Leitung von Prof. Dr. Kirsch im Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin durchgeführt.